ÜBER DIE VERWANDTSCHAFT VON TYPHA UND SPARGANIUM IM INFLORESZENZ- UND BLÜTENBAU

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Freien Universität Berlin

1970

Vorgelegt

von

Dietrich Müller-Doblies

aus Berlin

1968

1. Referent: Professor Dr. sci. nat. THEO ECKARDT

2. Referent: Professor Dr. rer. nat. JOSEF POELT

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 10. Februar 1969

Tag der Promotion: 27. APR. 1970

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Bot. Jb.	89	4	451—562	Stuttgart, 7. April 1970

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Über die Verwandtschaft von Typha und Sparganium im Infloreszenz- und Blütenbau*

Von

Dietrich Müller-Doblies

Mit 224 Abbildungen, 2 Schemata und 2 Tabellen im Text

Inhalt

Seite

Einleitung 452
Material und Methoden 453
Benutzte Abkürzungen und terminologische Hinweise 454

A. Zur Morphologie von *Typha* mit Ausblicken auf *Sparganium* 456
1. Die *Typha*-Infloreszenz 456
a) Einführung 456
b) Die Knospen der Hemmungszone 458
c) Der weibliche Infloreszenzabschnitt 463
d) Diskussion zum weiblichen Infloreszenzboden und zu den subfloralen Achselknospen 466
e) Die Ramuli 468
f) Der männliche Infloreszenzabschnitt 470
g) Stellung der Infloreszenz im Bauplan 471
h) Typologie der Infloreszenz 471
2. Blattmorphologie 472
a) Zur Blattfolge an der relativen Hauptachse 472
b) Das Perianthproblem 473
Die Haargebilde auf der männlichen Kolbenachse 476
Die Haargebilde auf dem Stiel der Fruchtknoten 478
Die Haargebilde auf den Ramuli und an der weiblichen Kolbenspindel 479
3. Die männliche *Typha*-Blüte 481
a) Zahl und Stellung der Organe 481
b) Blüte oder Pseudanthium? 489
4. Die weibliche *Typha*-Blüte 491
a) Zahl und Stellung der Organe 491
b) Zur Histogenese der weiblichen *Typha*-Blüte 493
c) Der Pistillbau bei Typha und Irrwege im Verständnis 496

* D 188

d) Bildungsabweichungen 499
e) Diskussion zur Plazentation bei *Typha* und *Sparganium* 500
f) Diskussion zur Pseudomonomerie bei *Sparganium* und *Typha* . . 502
5. Zur Homologie von Karpell und Stamen 506
a) Vorbemerkung 506
b) *Sparganium* 507
c) *Typha* 510
B. Zur Blütenökologie von *Sparganium* und *Typha* 511
C. Wie nahe stehen sich die Gattungen *Sparganium* und *Typha*? 516
a) Unterschiede 516
b) Progressionen innerhalb der Gattung *Sparganium*, die sich bei *Typha* fortsetzen 517
c) Wichtigere gemeinsame Merkmale 517
d) Zur Bewertung der Merkmale von *Typha* und *Sparganium* . . . 518
e) Familien-Geschichte der Sparganiaceae 520
f) Typhaceae s. l. 522
Zusammenfassung 524
Résumé 527
Summary 529
Literaturverzeichnis 531
Abbildungen 539

Einleitung

Bei Engler (1887 b, 1892 usw., zuletzt im Syllabus 1936 in der Bearbeitung von Diels) eröffnen die Typhaceae das Angiospermensystem, bei Wettstein (1924 und 1935; ebenfalls Takhtajan 1959, 1966) beschließen sie es. Die scheinbar einfache Organisation der einzigen Gattung *Typha* (= Typhaceae s. str.) bedingte die Anfangsstellung in Englers System der Organisationsstufen; und dieselbe einfache Organisation als hochgradig reduziert erkannt, verbietet diese Stellung in einem phylogenetischen System. In den genannten Systemen wird *Typha* zwar mit den Sparganiaceae und den Pandanaceae zur Ordnung der Pandanales (s. l.) vereinigt, aber die Autoren sehen die Beziehungen der Familien untereinander anders, und so kommt Engler zur Anordnung Typhaceae-Pandanaceae-Sparganiaceae und Wettstein zu Pandanaceae-Sparganiaceae-Typhaceae.

Hutchinson (1934, 1959) sieht nur in den Sparganiaceen nähere Verwandte der Typhaceen und schließt beide Familien als Typhales an die Liliifloren an, während er die Pandanaceen als eigene Ordnung Pandanales (s. str.) von den Palmen ableitet.

Aus der Fülle der vorgeschlagenen Systeme, in denen die Typhaceae bzw. die Pandanales s. l. die verschiedensten Stellungen einnehmen, seien nur diese Beispiele herausgegriffen, um anzudeuten, wie unterschiedlich die Beziehungen zu den nächsten Verwandten beurteilt werden und wie isoliert die beiden Gattungen *Typha* und *Sparganium* im Monokotylensystem stehen (denn

nur isolierte Taxa kann man so freizügig im System herumwandern lassen; man kann ihnen ja getrost jeden Platz zuweisen, an dem sie keine anderen Zusammenhänge zerreißen).

Die vorliegende Arbeit knüpft an neuere Untersuchungen über *Sparganium* an (U. Müller-Doblies 1969). In der Hauptsache handelt es sich um eine entsprechende Bearbeitung der Gattung *Typha*. Darüber hinaus werden einige Erscheinungen, wie Karpellbau, Bildungsabweichungen in männlichen und weiblichen Blüten sowie die Blütenökologie, für beide Gattungen untersucht. Neben vielen anderen Autoren haben sich fast alle großen Morphologen um die außergewöhnlichen Strukturen von *Typha* bemüht — Payer, Hofmeister, Eichler, Goebel, Engler, Čelakovský —, und so ist das Angebot an verschiedenen Deutungen für die Infloreszenz- und Blütengestaltung überreich. Oft fand keine ausreichend kritische Würdigung der vorangehenden Untersuchungen statt, und so wurde nicht selten statt einer Klärung ein Nebeneinander verschiedenster Deutungen erzielt.

In Teil A der folgenden Darstellung wird die Lösung der offenen Fragen angestrebt, indem zunächst nur ontogenetische und vergleichende Beobachtungen an *Typha* selbst benutzt werden. Erst nach abgeschlossener Untersuchung eines Fragenkomplexes an *Typha* wird jeweils *Sparganium* zum Vergleich herangezogen: als Bestätigung im Falle einer Lösung, als ultima ratio für die mehrdeutig gebliebenen *Typha*-Strukturen.

Der Vergleich führte also stets zu dem Ergebnis, daß die Befunde an *Typha* bei keiner der umstrittenen Strukturen gegen eine Ableitung dieser Gattung von *Sparganium* sprechen. Da es sich allgemein durchgesetzt hat, *Sparganium* und *Typha* als Vertreter eigener Familien zu betrachten, hat es mich nicht wenig überrascht, als die Teilergebnisse immer wieder in die gleiche Richtung wiesen, und ich sah mich veranlaßt, den Beziehungen beider Gattungen intensiver nachzugehen, als ursprünglich geplant war. Eine Gegenüberstellung geprüfter Merkmale in Teil C soll klären, wie nahe sich die beiden Gattungen stehen.

Material und Methoden

Die untersuchten Pflanzen von *Typha latifolia* L. und *T. angustifolia* L. stammen überwiegend aus Berliner Wildvorkommen, *Typha minima* Hoppe (= *laxmannii* bei Rohrbach, Eichler und Engler) vom Lechufer bei Apfeldorf, *T. shuttleworthii* Koch et Sond., *T. laxmannii* Lep., *T.* × *glauca* Godr. (= *T. latifolia* × *T. angustifolia*) und *T.* cf. *domingensis* Pers.[1] aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem. Letztere Pflanzen wurden unter dem Namen *T. orientalis* Presl kultiviert und dürften aus Ostasien stammen. Wegen ihrer

[1] Nach Gèze (1910 b, 1911 u. 1912) sind *T. australis* und *T. angustata* Synonyme zu *T. domingensis*. Betreffs der Frage, ob Persoon diese Sippe als Unterart oder Art beschrieben hat, kommen Chater & Brummit (1966) und Greuter (1968) in derartigen Fällen zum gleichen Ergebnis: als Art.

Chromosomenzahl 2n = 30 können sie nicht zu *T. orientalis* im Sinne von Briggs & Johnson (1968) gehören.

Fixiert wurde meist mit CRAF V (Sass 1951; und unter Zusatz von einigen Körnchen Pril entlüftet), seltener mit FAA oder FPA. Mikrotomschnitte von 6—12 μ Dicke nach dem Paraffinverfahren wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain und Fastgreen oder nur mit Hämatoxylin nach Delafield gefärbt. Zur Aufhellung reichte oft Glycerin, sonst wurde Karbolsäure verwendet. Die Zeichnungen wurden mit einem Präpariermikroskop und Zeichenspiegel der Firma Leitz oder einem Zeiss-Mikroskop mit Optovar angefertigt. Bisweilen wurden die Leitbündel mit Hilfe des Mikroskops später in das räumliche Lupenbild eingetragen, das meist von Frischmaterial, seltener nach fixiertem und später in ein Alkohol-Glycerin-Gemisch überführtem Material entworfen wurde. Die Ausführung der Abbildungen in Tusche besorgte weitgehend meine Frau. Zu Resektions- und Bestäubungsversuchen siehe p. 463 und 513.

Herrn Prof. Eckardt danke ich sehr für die Anregung zu dieser Arbeit und stete Hilfsbereitschaft, den Herren Professoren Hamann und Wagenitz für so manche Literaturhilfe, Herrn P. Kircher und Herrn M. Hakki für hilfreich interessierte Anteilnahme.

Benutzte Abkürzungen und terminologische Hinweise

A	Achsel, Umgebung des Achselpunkts im Unterschied zur GA
Ap	Scheitel, Apex
AZ	Archesporzelle
B	Blatt oder Spaltteil eines Blattes
Br	Tragblatt, jedes Blatt, dessen Achselprodukt im Vordergrund der Betrachtung steht (also keine Beschränkung auf Tragblätter mit Hochblattcharakter). Kronfelds Terminus Brakteole (= kleines Tragblatt) für das ♀ Blütentragblatt habe ich wegen der Verwechslungsmöglichkeit mit bracteola = Vorblatt, Prophyll vermieden.
BrN	Tragblattnarbe
Br♀	Tragblatt des weiblichen Kolbens („Spatha") usw. s. K
d	dorsal
D	Deckzelle
Fl	Blüte
Fl st	sterile Blüte, Pistillodium, Karpodium, Keulenkörper
FlR	Blütenrudiment
GA	Gegenachsel; Ort, wo sich die Ränder stengelumfassender Blätter treffen
K	Knospe bzw. jeder Kolbenabschnitt (Partialkolben, PI 1. Grades), der einem Achselprodukt der Infloreszenzhauptachse entspricht. In bezug auf *Typha* wird der Begriff „Kolben" in verschiedenem Umfang gebraucht: 1. für die Gesamtinfloreszenz 2. für jeden der beiden getrenntgeschlechtigen Infloreszenzabschnitte, also „weiblicher Kolben" und „männlicher Kolben" 3. für jeden der Infloreszenzabschnitte, die durch ein Stückchen blütenloser Infloreszenzachse voneinander getrennt sind, also als Ausnahme „2 weibliche Kolben" übereinander, vielleicht auch „2 männliche Kolben" 4. im Falle eines ♀ Infloreszenzabschnitts aus mehreren Internodien: für jedes der Internodien, auch wenn sie nicht voneinander getrennt sind, also im Sinne von Partialkolben; in diesem Sinne, und zwar auch für die ♂ Partialkolben, wird von mir die Abkürzung K gebraucht.

Da überdies der Begriff Kolben im Sinne von Botryum mit sitzenden Blüten auf fleischiger Infloreszenzachse für *Typha* nicht zutrifft, mag es mir gestattet sein, den wechselnden Gebrauch beizubehalten, der gemeinte Umfang wird jeweils aus dem Zusammenhang deutlich.

K♀	weiblicher Kolben
K♀−1	oberste subflorale Achselknospe (= ganzes Achselprodukt)
K♂1	unterster männlicher Kolbenabschnitt (unterstes ♂ Internodium)
K♂2	nächsthöherer Partialkolben usw.
M	Mesophyllzelle
N	Narbe, Ort, wo ein Organ abgetrennt wurde (cf. Sti = Stigma, Narbe)
Pi	Pistill
PI	Partialinfloreszenz
Ps	Pollensack, Lokulus
Q	Querzone
R	Rudiment
Ram	Ramulus (p. 456 u. 468), gestreckte Partialinfloreszenz am weiblichen Kolben, die der PI am Doppelköpfchen von *Sparganium* entspricht. Andere Bezeichnungen: Blütenzweige (Rohrbach 1869, 1870 a), Blütenzweiglein (Čelakovský 1891), Infloreszenzzweiglein (Čelakovský 1885). Der wohl auf Schnizlein (1845) zurückgehende Terminus Pedicelli (Pedizellen) wird vor Kronfeld (1889 c) und Graebner (1900 a) bevorzugt und hat damit die weiteste Verbreitung erlangt (z. B. Hylander 1953), scheint mir jedoch ungeeignet, weil er zu leicht an echte Blütenstiele denken läßt (cf. die seltsame Angabe bei Hess, Landolt & Hirzel: ♀ Blüten „mit meist 2 Fruchtknoten"). Die Bezeichnung Nebenachsen oder Achsen zweiter Ordnung (Dietz 1887, Kronfeld 1887) gehen von einer überholten Deutung der Verzweigungsgrade aus. Die völlig neutralen Begriffe Eminentiae (L. C. Richard 1833 bei der Entdeckung der Struktur), Protuberanzen (Endlicher 1836—41, Eichler 1875, Kronfeld 1887, Čelakovský 1885) und Säulchen (Čelakovský 1885, Kronfeld 1887) dürfen wohl wegen der gesicherten Achsennatur der Struktur in den Hintergrund treten (Orthographie der Termini geändert).
Ram Ap	Ramulusscheitel
SA	Samenanlage
SAR	rudimentäre Samenanlage
Sta	Stamen, Staubblatt
Sti	Stigma, Narbe
Sty	Stylus, Griffel
s. o.	siehe oben } Seitenverweise innerhalb der vorliegenden Arbeit
s. u.	siehe unten }
s. l.	sensu lato, im weiteren Sinne
s. orig.	sensu originali, im ursprünglichen Umfang bzw. Sinn
T	Perigonhaar, Tepalum
TR	Tepalenrudiment
v	ventral
Vb	Vorblatt, Prophyll
( )	bei Abbildungen: eingeklammertes Organ nur ± tangential angeschnitten
[ ]	kennzeichnet meine Zusätze in Zitaten

A. Zur Morphologie von Typha mit Ausblicken auf Sparganium

1. Die Typha-Infloreszenz

„eine phylogenetische Extravaganz"
Čelakovský 1885: 623

a) Einführung

Nicht zu Unrecht hat Goebel (1931: 219) der Infloreszenz von *Typha* einen Platz in der Raritätenkammer seiner Organographie eingeräumt. *Typha* kann wohl den Superlativ der stärksten Kondensation unter den Angiospermeninfloreszenzen für sich in Anspruch nehmen: eine so dichte Stellung weiblicher Blüten wird wohl nirgends mehr erreicht. Darüber hinaus ist die Infloreszenz so hochgradig abgeleitet, daß die ursprüngliche Sproßverknüpfung nur ganz allmählich entziffert werden konnte und auch heute bei weitem noch nicht in allen Punkten klar ist.

Auf den ersten Blick sieht der kolbenartige Blütenstand harmlos einfach aus und hat selbst die großen Morphologen Hofmeister (1870: 477), Eichler (1875: 113), Goebel (1882 a: 403 ff.) und Engler (1887 a, b) bewogen, die Struktur für relativ einfach, nämlich für eine einmal verzweigte[2] Infloreszenzachse zu halten („Ährentheorie"[3], wie bei der Grasähre eigentlich eine Doppelähre). Erste Anzeichen einer komplexeren Natur waren schon vorher von Schnizlein (1845 u. 1849, „Rispentheorie"[3]) und Schur (1851, „*Sparganium*-Theorie"[3]) bemerkt worden, hatten aber selten Anerkennung gefunden, so von Döll (1857: 445), der auf Schnizlein (1845) verweist, und Ascherson 1864: 674), der sich auf A. Braun beruft (s. u. Fußnote 5). Erst der Nachweis durch Čelakovský (1885 und 1891), daß wesentliche Eigenheiten der *Typha*-Infloreszenz schon an der *Sparganium*-Infloreszenz zu erkennen seien, konnte Engler bedingt[4] und Goebel völlig von der Richtigkeit der *Sparganium*-Theorie überzeugen. Diese besagt, daß die weiblichen Blüten und Ästchen (Ramuli) und die männlichen Blüten nicht unmittelbar Tochtersprosse der Infloreszenzhauptachse seien, sondern erst Auszweigungen von den mantelartig die Kolbenspindel umfassenden Achselprodukten der sogenannten Spathen. Von diesen Hochblättern wird der Kolben in mehrere Stockwerke, in Partialkolben,

[2] Auch diese Verzweigung ist zwar nicht offenkundig und wurde erst 1833: 195 von C. L. Richard entdeckt, ist aber leicht am reifen weiblichen Kolben zu erkennen, wenn er die Früchte entlassen hat: Tausende von Ästchen (Ramuli), groß wie Stecknadelspitzen, stehen senkrecht von der Kolbenspindel ab und verleihen ihr das Aussehen einer feinen Bürste, am ausgeprägtesten bei *T. latifolia*.

[3] Die Bezeichnungen Rispentheorie und *Sparganium*-Theorie gehen auf Kronfeld (1887) zurück. Čelakovský (1891) faßt beide Varianten unter dem Begriff Rispentheorie (s. l.) zusammen und stellt sie der Ährentheorie gegenüber.

[4] 1887 a: 156 steht Engler der Deutung Čelakovskýs noch sehr ablehnend gegenüber, und erst 1892: 9—10 hält er sie „nicht für unbegründet", betont aber, er könne sie „nicht für absolut beweisend anerkennen, da das thatsächliche Verhalten in der Entwicklung der Blüthen von *Typha* mir hierzu keine Anhaltspunkte bietet". Goebel widerruft 1931: 221 in einer sehr anschaulichen Darstellung der *Sparganium*-Theorie seine Stellungnahme von 1882 a („1881").

untergliedert. Sie setzen in der Infloreszenz die am Stengel herrschende Distichie fort, und zwar indem je eines an der Basis des weiblichen und des männlichen Kolbenabschnitts sitzt und weitere den männlichen, seltener auch den weiblichen Abschnitt unterbrechen (Abb. 36). Jeder Partialkolben entspricht einem Köpfchen von *Sparganium simplex*, dessen konkauleszente weibliche Köpfchen und halbstengelumfassende männliche Köpfchen das Verständnis für das extreme Verhalten von *Typha* eröffnen (cf. Goebel 1931, Fig. 202 — beachte unten 2. von Fußnote 5).

Čelakovskýs Argumentation — faszinierend im Erfassen morphologischer Möglichkeiten und lebendig in der Darstellung — ist noch heute in fast allen Einzelheiten richtig[5]. Die Kenntnis der relativ leicht zugänglichen Orginalarbeiten wird im folgenden weitgehend vorausgesetzt.

Doch lösen die Ausführungen Čelakovskýs durchaus noch nicht alle Probleme der *Typha*-Infloreszenz. Insbesondere wird aus der Entwicklungsgeschichte nur die allen Blütenanlagen vorauseilende Hochblattentwicklung herausgegriffen, während z. B. die seltsame Ausgliederungsfolge der Blüten unberücksichtigt bleibt: alle drei Untersucher der Ontogenie (Rohrbach 1869, 1870 a, Goebel 1882 a und Dietz 1887) beschreiben sie als akropetal im männlichen und basipetal im weiblichen Kolbenabschnitt, was mit den Vorstellungen Čelakovskýs nicht recht vereinbar scheint. (Ganguly 1959 b: 19—20 gibt sogar eine basipetale Entwicklung für die ganze Infloreszenz an.) Insofern ist Englers Zurückhaltung verständlich (s. o. Fußnote 4).

---

[5] Im Vergleich mit der übrigen *Typha*-Literatur sind die Irrtümer und Fehldeutungen bei Čelakovský so wohltuend spärlich, daß es sinnvoll erscheint, diese Arbeiten von 1885, 1891 und 1896 durch eine Sammlung der (geringfügigen) Errata auf den heutigen Stand zu bringen:

1. 1885: 618 vermutet Čelakovský in A. Braun den Urheber der Rispentheorie und die Quelle für Döllś Anmerkung. Dabei hat er wohl die Tatsache, daß sich Döll ausdrücklich auf Schnizlein (1845) beruft, nur auf die Abbildungen, nicht aber auf die ganze Rispentheorie bezogen. Zwar kannte Ascherson die Rispentheorie wohl nur aus dem Unterricht seines Lehrers A. Braun, doch kann man aus seinen Formulierungen schließen, daß Braun die Theorie Schnizleins spätestens aus der Botanischen Zeitung 1849 kannte. Diese ausführliche Richtigstellung scheint erforderlich, weil Dietz (1887: 35) Čelakovskýs Vermutung wiederholt und Goebel (1931: 220) sie sogar als Tatsache darstellt.

2. zu 1885: 620 u. 622. Das Endköpfchen von *Sparganium* ist keine mit den seitlichen Köpfchen unmittelbar vergleichbare, terminale PI (cf. U. Müller-Doblies 1969: 385 u. 400), entsprechend ist wohl *Typha* auch ohne terminale PI (s. u. S. 470).

3. zu 1885: 630. Das Spitzchen der Pistillodien entspricht nicht nur dem „narbenlosen Griffeltheile", sondern Griffel und Narbe in wechselnden Proportionen (s. z. B. Abb. 179/2).

4. zu 1891: 268. Der von Dietz fälschlich als endständig angegebene obere Trichomenkranz der Ramuli von *T. latifolia* wird entsprechend falsch als Terminalblüte gedeutet (s. u. S. 498).

5. zu 1896: 76. *Sparganium* sei „den Pandanaceen anerkannt nahe verwandt". Heute sehr fraglich.

Einen starken Impuls für die erneute ontogenetische Untersuchung der *Typha*-Infloreszenz gab das Auffinden von razemosen Partialinfloreszenzen an den *Sparganium*-Köpfchen (U. Müller-Doblies 1969: 365 sq.). Schon von Čelakovský (1885: 625) als Homologon zu den Ramuli postuliert, hatten solche PI in der kurz darauf von Dietz veröffentlichten Entwicklungsgeschichte keine Bestätigung gefunden (1887: 41), und so klaffte hier lange eine erhebliche Lücke für das Verständnis der Schritte von *Sparganium* zu *Typha*. Diese Lücke könnte z. B. die Grundlage zu Graebners (unbegründeter) Äußerung sein (1900 a: 4): „Es sind dies analoge Fälle, die aber nicht, wie es einige Autoren thun, direkt voneinander abgeleitet werden können." Für Goebel (1931: 222) ist diese Lücke seltsamerweise kein Hindernis, um die *Typha*- von der *Sparganium*-Infloreszenz abzuleiten, sondern nur Anlaß, die Ableitung der Gattung *Sparganium* offenzulassen[6].

Es gilt nun an *Typha* zu untersuchen, ob die Ramuli wirklich den PI der *Sparganium*-Köpfchen entsprechen und auch von ihnen abgeleitet werden können, ob es noch andere Partialinfloreszenzen als die Ramuli am weiblichen *Typha*-Kolben gibt und ob sich wirklich keine ontogenetischen Anhaltspunkte für die Achselsproßnatur der einzelnen Partialkolben finden.

In Abb. 1/2 ist ein junger Infloreszenzkegel von *T. latifolia* dargestellt. Die Narben der unteren, abpräparierten Blätter und die oberen, durchscheinend gedachten Blätter zeigen die distiche Blattstellung mit einer ganz leichten Linkstorsion der Achse im unteren Bereich. Sehr wahrscheinlich wird sich das mit K♀ bezeichnete Internodium zum weiblichen Kolben entwickeln. Den Hinweis geben vor allem die Achselprodukte. In der Achsel des Blattes $Br_{♀-3}$ sitzt ein Vegetationspunkt mit der Anlage eines adossierten Vorblattes, in der nächsthöheren Blattachsel (auf der Rückseite dieses Kegels, siehe Abb. 1/1 ganz unten) findet sich ein begrenztes meristematisches Feld, und in der folgenden Achsel $♀_{-1}$ zieht ein schmaler meristematischer Wulst mit einer angedeuteten Gliederung links und rechts der Achsel (gestrichelte Pfeile) um den ganzen Sproß und läßt nur in der Gegenachsel eine kleine Lücke. Zur Blütezeit der Pflanzen findet man nun fast stets in der letzten, seltener auch der vorletzten Achsel unter dem weiblichen Kolben solch einen ringförmigen meristematischen Wulst.

b) Die Knospen der Hemmungszone

Die Anwesenheit von gehemmten Knospen in allen Blattachseln des Stengels ist zwar schon seit Schnizlein (1845: 5) bekannt und von späteren Untersuchern, z. B. Irmisch (1850), Rohrbach (1870 a) und Dietz (1887), bestätigt worden, jedoch wurden diese Knospen offenbar nie untersucht. Von

[6] Offenbar neigt er dazu, solche PI doch für *Sparganium* anzunehmen, obwohl er selbst 1882 a: 406 eine „normale, d. h. akropetale" Entstehungsfolge der Blüten in den Köpfchen festgestellt hatte; oder er hat das Fragezeichen der Ableitung an die falsche Stelle gesetzt, nämlich vor *Sparganium* statt zwischen *Sparganium* und *Typha*.

einem sehr jungen Stadium, bei dem der Rhizomscheitel noch horizontal im Boden orientiert ist, bringt Eckardt (1941) drei Fotos: tab. IV und V, 1; auf dem medianen Längsschnitt sind die distichen Achselsproßanlagen alle in einer fast senkrechten Zeile getroffen. Unter Verzicht auf die schon vorhandenen Achselmeristeme der jüngsten Blätter wird das Übersichtsbild von Troll (1959: 299) schematisiert wiedergegeben, und zwar ebenfalls um 90° gedreht. Nur in den Achseln der proximalen Ausläuferknoten, die auf den genannten Abbildungen nicht erfaßt sind, habe ich bei *Typha* nie Seitensproßanlagen gefunden. Diese proximalen Stengelglieder bilden bei älteren Sprossen den horizontalen Rhizomabschnitt, während sich die distalen Knoten mit den Knospen zum senkrechten Abschnitt aufgerichtet haben.

Die Knospen der letzten Achseln unter dem weiblichen Kolben überraschen durch eine erstaunliche Mannigfaltigkeit der Bildungen, so daß es unmöglich ist, jede Erscheinung exakt zu deuten. Doch wenn man zahlreiche Pflanzen durchsieht, so kehren gewisse Strukturen immer wieder, und es scheint, als läge hier ein wichtiger Schlüssel zum Verständnis der Infloreszenz.

Der Einfachheit halber spreche ich im folgenden von „subfloralen Knospen", obwohl damit der Begriff subfloral nur bedingt im Sinne von Troll (1964: 182) gebraucht wird und obwohl die Gestaltungen nicht mehr der üblichen Ausbildung von Knospen entsprechen. Ich zähle die Knospen vom weiblichen Kolben aus nach unten.

Das 1. subflorale Achselprodukt hat selten viel Interessantes zu bieten. Es zieht oft nur als schmaler kontinuierlicher Wulst um die ganze Achse, oder es besitzt lediglich in der Gegenachsel eine ± deutliche Unterbrechung. Dies trifft für alle jene Infloreszenzen zu, deren tiefere Achseln in Abb. 1—5 und 7—8 dargestellt sind. Im älteren Zustand ist der meristematische Wulst der 1. Achsel ($K_{♀-1}$) meist undeutlich in Höcker gegliedert. Eine Vorstellung davon geben Abb. 6/1 u. 2 und die Abb. 5/1, die jedoch den 2. subfloralen Knoten einer Infloreszenz darstellt. Der weibliche Kolben der letzteren Pflanze ist knapp 4 cm lang und schon fast ganz von Höckern überzogen; von ihm stammt Abb. 32. Der meristematische Wulst der 2. Achsel dieser Pflanze zeigt drei Unterbrechungen: eine kleine in der Gegenachsel (Abb. 5/1 ganz links) und zwei größere, die etwa symmetrisch in der Nähe der Achsel liegen (Abb. 5/2). Dadurch entstehen ein Achselkomplex (Abb. 5/2 Mitte) und zwei größere Gegenachselkomplexe, von denen die untere Zeile der Abb. 5 an den Seiten jeweils die Anfänge zeigt, während die obere den ganzen linken Gegenachselkomplex darstellt. Jeder der Komplexe ist in eine einzige Höckerzeile gegliedert, nur unmittelbar in der Achsel bilden drei Höcker eine zweite alternierende Zeile. Verloren findet sich ein einzelnes Blättchen (B) am zur Achsel zeigenden Ende des linken Gegenachselkomplexes.

Etwas sinnvoller angeordnet gibt es Blättchen in Abb. 6/1 u. 2, und zwar schon — eine seltenere Erscheinung — an der 1. subfloralen Knospe: ein kontinuierlicher Wulst mit einer schwach gegliederten Höckerzeile zieht um die

ganze Achse und trägt drei adossierte Blättchen, eines in der Nähe der Achsel und je eines rechts und links der Gegenachsel. Fast dieselbe Blattanordnung findet sich in der 2. subfloralen Achsel derselben Infloreszenz (Abb. 6/3 richtig in der Achsel, Abb. 6/4 in der Gegenachsel), und hier hat sich der Wulst in drei Knospenkomplexe aufgelöst, die in ihrer Größe etwa den adossierten Blättchen entsprechen.

Der Achselkomplex von Abb. 8/1 ähnelt dem von Abb. 6/3, nur anstelle eines einzigen adossierten Blättchens stehen hier deren mehrere. Wenn sie auch nicht absolut auf einer Höhe inseriert sind, so gehen sie doch offensichtlich auf eine einzige Blattanlage zurück. Die Berechtigung zu dieser Deutung ergibt sich aus einem Gestaltvergleich mit den adossierten Blättchen anderer Achselkomplexe. Man kann eine gleitende Reihe zusammenstellen: Abb. 6/1 relativ spitz, Abb. 6/3 breit ausgezogen, Abb. 9/3 leicht dreiteilig, Abb. 8/1 ein getrennter Mittellappen und weitere Teilungstendenzen an den Lobenenden erkennbar, Abb. 7/1 zwei getrennte Mittellappen. Eine Parallele findet diese Zerschlitzung im Verhalten der Hochblätter an der Infloreszenzhauptachse (Kolbenspindel; Abb. 1/2 und 39—40, p. 472) und bei den Vorblättern der unteren weiblichen Köpfchen von *Sparganium simplex* (Abb. 10, bisweilen wird das Vorblatt bei der Streckung der Köpfchenachse in weit voneinander entfernte Loben zerteilt).

Recht anschaulich ist die Blattzerschlitzung auch in der Gegenachsel Abb. 7/2: Die einzelnen Loben zeigen unregelmäßig gelappte Spitzen, und an einer Stelle (gestrichelter Pfeil 1) sieht man, wie die Streckung des Stengelinternodiums an der Zerteilung beteiligt ist. Die beiden Gegenachselkomplexe sind in diesem Beispiel so gut miteinander verschmolzen, daß sie sich in der Gestalt schon einem einheitlichen Achselkomplex, vergleiche Abb. 7/1 und 8/1, annähern. Die beiden adossierten Vorblätter sind gerade noch als getrennte Einheiten erkennbar. Bei diesem Achselprodukt finden sich auch auf der abaxialen Seite eines jeden Gegenachselkomplexes Blattfragmente, die sich als je ein Phyllom deuten lassen. Beim (vom Betrachter aus) linken Komplex steht ein kleiner Mittellappen zwischen zwei geförderten Flankenlappen (B_1), beim rechten fehlt der Mittellappen (B_2).

Bei dem linken Gegenachselkomplex in Abb. 8/2 ist die Zerschlitzung und Reduktion so weit gegangen, daß man gerade noch das adossierte Vorblatt rekonstruieren kann: Die rechte Flanke ist noch deutlich, die linke ist auf ein fädiges Gebilde (wie auch in Abb. 7/2 links oben) und einen kurzen zweispaltigen Lappen reduziert, und von dem breiten Mittelteil künden nur ein winziger Zipfel und eine kaum zu ahnende Linie.

Mit der Kenntnis der Zerschlitzungsverhältnisse wird das einsame Blättchen in Abb. 5 deutbar: Es handelt sich um den einen Flankenlappen des adossierten Blättchens des einen Gegenachselkomplexes. Im Gegensatz dazu sind Blattgebilde in Abb. 9 besonders reich entwickelt und sitzen in diesem Fall, da es sich um die oberste subflorale Achsel handelt, über einem kontinuierlichen

Wulst. Auf den ersten Blick ist die Dreigliederung nicht erkennbar, doch sprechen noch einige Andeutungen dafür: Das ganz linke Blättchen in Abb. 9/1 (= rechtes Ende in Abb. 9/2) zeigt an seiner linken Basis ein verstärktes Polster und ein umgebogenes Läppchen und gibt sich damit möglicherweise als linker Flankenlappen des axillären adossierten Vorblättchens zu erkennen (vergleiche jedoch Abb. 7/2, gestrichelter Pfeil 2, wo sich beim linken Gegenachselkomplex in der Mitte des adossierten Vorblättchens, also an wenig sinnvoller Stelle, eine ähnliche Blattbasis findet). Alle Blättchen links davon (Abb. 9/2) bis zur Gegenachsel sind ungefähr gleich groß und neigen sich über den meristematischen Wulst abwärts, vielleicht ein Zeichen für ihre gemeinsame Zugehörigkeit zu einem Phyllom, dem adossierten Blatt des einen Gegenachselkomplexes (cf. jedoch den Lappen x in Abb. 9/1; auch sonst wechseln des öfteren aufwärts- und abwärtsgerichtete Blättchen). Rechts von der Achsel ist die Begrenzung des Gegenachselkomplexes noch stärker verwischt: Eine Änderung des Blattpolsters findet sich an jener Stelle, wo aus Symmetriegründen das Ende des Achselkomplexes zu erwarten ist, und deutet damit an, daß wohl alle folgenden Loben bis zur Gegenachsel zum Gegenachselkomplex gehören. Die tiefe Teilung am Lappen y weist übrigens noch einmal auf die Realität der Phyllomspaltung hin.

Die verschieden großen Meristemkomplexe mit ihrer verwirrend unregelmäßigen Mannigfaltigkeit der größeren Blättchen lassen also durch den Vergleich zahlreicher Ausbildungsweisen folgende Grundzüge erkennen:

1. Der Übergang von den einzelnen achselständigen Knospen der Innovationszone und der unteren Glieder des Infloreszenzstengels zum geschlossenenen Ringwulst bzw. Zylindermantel des weiblichen Kolbens wird in der Regel durch mehrere subflorale Achseln vollzogen, an denen eine Dreigliederung vorherrscht: ein Achselkomplex und zwei Gegenachselkomplexe.

2. Jeder der drei Komplexe besitzt in typischer Ausbildung ein adossiertes Vorblatt, das, von einer regelmäßig flächigen Ausbildung ausgehend, über mannigfache Zerschlitzungserscheinungen, in zahlreiche dicht oder entfernt stehende Blättchen (bisweilen auch drehrunde fädige Gebilde) aufgelöst und schließlich bis zum völligen Schwund reduziert sein kann.

3. In einigen Fällen ist die Tendenz zur Fortsetzung der Beblätterung in disticher Stellung erkennbar: Ein zweites Blättchen, meist in seine Flankenloben aufgelöst, stellt sich auf der abaxialen Seite des Meristemkomplexes ein. Somit zeigt jeder der drei Achselkomplexe denselben Modus in der Eröffnung der Blattstellung wie die einzelstehenden Knospen tiefer am Stengel.

Die drei Komplexe scheinen also im Prinzip gleichartig organisiert zu sein. Entsprechend sind die Gegenachselkomplexe als collaterale Beiknospen zu bezeichnen. Merkwürdig ist ihre feste Bindung an den Platz in der Gegenachsel, und ich habe lange vergeblich auf eine Anordnung aller drei Komplexe nebeneinander in der Achsel gewartet, um sicher entscheiden zu können, ob bei den Gegenachselkomplexen tatsächlich adossierte Vorblätter vorliegen. Eine

andere Deutungsmöglichkeit der Abb. 6/2 und 6/4 wäre ja noch, daß die ersten transversalen Blättchen der einzigen Achselknospe, d. h. die Tragblätter der Gegenachselkomplexe, nur die adossierte Stellung vortäuschen, daß sie nämlich nur durch die Tendenz zur Vereinigung der Meristeme in der Gegenachsel aus ihrer ursprünglichen Lage adaxial verschoben wurden.

Erst nach der Niederschrift der obigen Ausführungen ergaben glückliche Funde eine Bestätigung der Beiknospennatur: Abb. 3/4 und 4/2 zeigen in der Achsel je eine zweifelsfreie collaterale Beiknospe.

Doch sollte diese Gestaltung nicht überbewertet werden. Sie scheint andere Deutungsmöglichkeiten nicht auszuschließen (s. u. S. 467—468). Fast ideal ist z. B. auch Abb. 3/3, aber hier decken die Ränder des Vorblattes der Hauptknospe die adossierten Vorblätter der beiden collateralen Beiknospen; die Beiknospen sind also möglicherweise nicht ganz selbständig. In die gleiche Richtung weist auch die Tatsache, daß in Abb. 2 sowie 3/2 und 4/1 der Achselkomplex selbst wieder in beiknospenartige Elemente untergliedert ist: Die Beiknospengestaltung ist mehr eine Tendenz denn ein festes Element des Bauplans, es werden nicht zusätzlich zur Achselknospe Beiknospen in bestimmter Zahl und Anordnung angelegt (cf. Abb. 3/3 als Achsel ohne weitere Meristeme und Abb. 3/1 mit zwei Gegenachselkomplexen und einem vierten Komplex auf halbem Wege zum rechten Blattrand); eher könnte man sagen, daß vorgegebene Meristemkomplexe nur beiknospenartig überformt und gegebenenfalls, bei größerer Ausdehnung längs der Achsel, auch in beiknospenartige Strukturen untergliedert werden. In diesem Sinne würde den oben beschriebenen Zerschlitzungsprodukten der Komplexvorblätter (Abb. 7—9) eine größere Selbständigkeit zukommen, als ihnen in meiner Betrachtung aus dem Gesichtswinkel der Zerschlitzung zugestanden wurde; jedes Teilblättchen hätte nämlich das Bestreben, wieder ein ganzes Vorblatt, ein Beiknospenvorblatt, zu werden.

Aus den abgebildeten Achseln kann man in bezug auf die Dreigliederung des Meristems die beiden gleitenden Reihen des Schemas 1 zusammenstellen.

Wie verläuft nun die weitere Aufgliederung der Knospen und Beiknospen? Hier sind nach meinen bisherigen Beobachtungen nur wenige und überdies dürftige Aussagen möglich.

Das charakteristische Element ist die zeilenartige Anordnung der Höcker. Die Höcker einer Zeile sind anscheinend gleichwertig, entstehen wohl gleichzeitig (wie die Anfangsstadien z. B. in Abb. 5 zeigen) und streben deutlich eine bestimmte Durchschnittsgröße an. Doch ist die Individualität der Höcker nicht immer ausgeprägt, oft scheint sich eine ursprüngliche Anlage, wohl durch das Dickenwachstum der Achse bedingt, in zwei Primordien zu teilen: Häufig paarweise genäherte Höcker in Abb. 5 und Paarung der älteren Zweiglein in Abb. 7/2.

In den Abbildungen 7—8 von praefloralen Infloreszenzen zeigen die Höcker auf den Achselmeristemen eine Ausbildung, die bestenfalls als Endsta-

dium erreicht wird. Meist sind 3—5 winzige Blattzipfel erkennbar, deren Stellung recht unregelmäßig ist (vgl. auch die Diagramme in Abb. 9). In diesem Zustand bleiben die Achselprodukte bis zum Vertrocknen des Stengels nach der Fruchtreife; nur die Meristemwülste sind wesentlich undeutlicher, und die

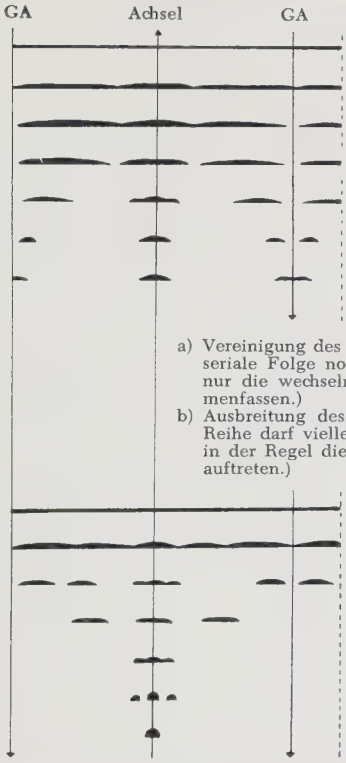


Abb. 6/1 u. 2. Ein kontinuierlicher Wulst.

(Erste leichte Anzeichen einer Dreigliederung.)

Abb. 1. $K_{♀-1}$ mit zwei Dellen in Achselnähe und einer Lücke in der Gegenachsel.

Abb. 5. / Abb. 2. } Die 2 Lücken zwischen Achselkomplex und Gegenachselkomplexen werden größer.

Abb. 6/4. Beide GA-Komplexe noch deutlich getrennt.

Abb. 7/2. Die beiden Gegenachselkomplexe sind zu einer achselkomplexähnlichen Einheit verschmolzen; die rechte Hälfte von Abb. 7/2 entspricht somit der ganzen Abb. 5/1.

a) Vereinigung des Meristems in der Gegenachsel. (Diese Reihe soll weder eine seriale Folge noch eine merkmalsphylogenetische Reihe darstellen, sondern nur die wechselnden Proportionen der Dreigliederung übersichtlich zusammenfassen.)

b) Ausbreitung des Achselmeristems von der Achsel zur Gegenachsel. (Diese Reihe darf vielleicht als idealisierte seriale Abfolge gelesen werden, obwohl in der Regel die beiden seitlichen Komplexe sprunghaft in der Gegenachsel auftreten.)

Abb. 6/1 u. 2. Ein kontinuierlicher Wulst.

Abb. 35/2. Fünfgliedriger Oberrand eines Kolbens.

Abb. 3/1.

(Eine $K_{♀-2}$, ohne jedes Blättchen beobachtet.)

Abb. 3/3 u. 4/1. Achselknospe und Beiknospen zusammenhängend.

Abb. 4/2. Achselknospe und Beiknospen gut getrennt (ähnlich 3/4)

(normale Achselknospe des unteren Stengelteils).

Schema 1. Zwei gleitende Reihen, die einige Gliederungsmöglichkeiten des Achselmeristems von *Typha* vergleichen (eingeklammerte Beispiele sind im Abbildungsteil nicht dargestellt).

Blättchen auf den Höckern sind zu dünnhäutigen muschelig-lappigen Gebilden ausgewachsen. Resektionsversuche an *T. latifolia,* bei denen die Infloreszenz noch vor der Anthese unterhalb des weiblichen Kolbens unter möglichster Schonung der einhüllenden Blätter abgeschnitten wurde, konnten die subfloralen Achselknospen nicht zu weiterer Entwicklung veranlassen.

c) Der weibliche Infloreszenzabschnitt

In der Regel entwickelt sich nur ein Internodium zum weiblichen Kolben.

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf *T. latifolia.* Schon früh — wie Abb. 1/2 zeigt, am kaum gestreckten Internodium — ist das Achselmeri-

stem als geschlossener Ringwulst angelegt. Obwohl im Beispiel der Abb. 1 die Basen der Blattränder in der Gegenachsel nicht unmittelbar aneinanderstoßen, wird das Achselmeristem hier nicht unterbrochen; es ist allerdings nur etwa halb so breit wie in der Achsel. (Die Gestaltung der Achsel möge man vom darüberliegenden Internodium, der ersten männlichen PI, ablesen, die sich nur durch den schon etwas ausgeprägteren Oberrand des Ringwulstes vom weiblichen Internodium unterscheidet.)

Beim Längenwachstum des Internodiums wird das ringförmige Achselmeristem zu einem Hohlzylinder mitgestreckt, wodurch seine Herkunft aus der Achsel immer unglaubwürdiger wird; es überzieht ja mantelartig das ganze Internodium. Der anfangs meist auffällige Breitenunterschied zwischen Achsel- und Gegenachselmeristem geht bei der Streckung fast verloren. Die Zellteilungsaktivität erstreckt sich offenbar nicht gleichmäßig über das ganze Internodium, sondern ist an seinem oberen Rand geringer. Von der starken Minderung der Gegenachsel beim jungen ringförmigen Meristem bleibt auf diese Weise nur eine seichte Delle am oberen Rand des Zylindermantels übrig. Im weiteren Entwicklungsverlauf, wenn perikline Teilungen den oberen Meristemrand zu einer steilen Kante (Abb. 13) und schließlich einem ringwallförmigen Wulst erheben, wird diese Delle zu einer Kerbe verengt (vgl. etwa Abb. 35/3).

Zwei weitere, weniger tiefe Kerben finden sich in der Regel auf der Achselseite des Oberrandes. Ihre Lage entspricht den in Abb. 1/2 durch Pfeile markierten sehr leichten Dellen an dem subfloralen Achselmeristem und am ersten männlichen Internodium. Zu diesen drei Hauptkerben, die sich meist noch auf der Manteloberfläche als feine Furchen oder fast nur Linien mehr oder weniger tief hinabziehen, kommt noch eine kleinkerbige Struktur, die den ganzen oberen Rand überformt. Es zeigen sich also am weiblichen Kolben dieselben Strukturelemente wie an den subfloralen Achselknospen. Bisweilen sind sogar mehrere adossierte Blättchen am Oberrand entwickelt (Abb. 35/3).

Wenn die Länge des Internodiums gegen zwei Zentimeter erreicht hat, beginnt dicht unter dem oberen Rand des mantelartigen Infloreszenzbodens die Ausgliederung von winzigen Höckern in zwei Größenklassen: kleinere, aber schneller an Höhe gewinnende weibliche Blütenhöcker und flachere Ramushöcker mit etwa dem dreifachen Durchmesser. Eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Ramuli konnte ich nicht herausfinden. (Sicherer als die ersten Höcker lassen die fertigen Ramuli streckenweise bogig angeordnete Zeilen erkennen, doch ohne daß sich bestimmte Zentren ausmachen lassen.)

Eine alte Frage ist, ob alle Blüten zu den Ramuli gehören oder ob ein Teil der Blüten wirklich unmittelbar auf der Kolbenspindel entsteht. Für eine zuverlässige Entscheidung dieser Frage im Sinne der ersten Möglichkeit ist *T. latifolia* nicht das geeignete Objekt. Hierfür sollte eine Art der Sektion *Bracteolatae* untersucht werden; doch standen bisher von *T. angustifolia* wegen ihres spärlichen Blühens in den Berliner Gewässern keine geeigneten Stadien zur Verfügung.

Wenn man von einem alten Kolben von *T.* × *glauca* vorsichtig ein Stück Blütenschicht ablöst, so markiert die Unterseite durch grubige Vertiefungen den ehemaligen Platz der Ramuli. Behutsames Präparieren ergab, daß offenbar alle Blüten Tragblätter besitzen (in der Literatur als tragblattlos oder mit ± spärlichen Tragblättern beschrieben), die in erwarteter Weise um die Ramuli angeordnet sind. Doch ist dieser Nachweis noch nicht exakt genug, um voll beweiskräftig zu sein.

Was *T. latifolia* anlangt, so läßt Abb. 32 immerhin erkennen, daß es nur relativ wenige Blütenhöcker sind, die sich nicht bestimmten Ramuli zuordnen lassen (mit × bezeichnet). Diese ersten Blütenhöcker erheben sich so gut wie gleichzeitig mit den Ramusscheiteln über die Kolbenoberfläche (Abb. 31). Bei etwas jüngeren Stadien könnte man meinen, daß das undeutliche Relief der Kolbenspindel nur Ramusscheitel zeigt, doch sowie die Strukturen deutlich werden, sind auch Blütenhöcker vorhanden.

Auch das Schnittbild (Abb. 14) erlaubt keine eindeutige Zuordnung. Wie das jüngere Stadium Abb. 15 einer ungegliederten Kolbenoberfläche zeigt, ist die Epidermis rein antiklin, die Subepidermis fast rein antiklin aufgeteilt. Beide Schichten fallen durch schmale, senkrecht zur Kolbenoberfläche gestreckte Zellen auf. Aus dem Zellbild läßt sich noch eine ehemalige dritte Schicht erkennen, in der kürzlich weitgehend perikline Wände eingezogen wurden. Diese drei Lagen heben sich durch größeren Plasmareichtum von den tieferen Zellen ab. Das Hervorwölben der Höcker geht dann auf eine verstärkte perikline Teilungsaktivität der dritten Schicht zurück (Abb. 14), und zwar bei diesen deutlichen Höckern durch etwa gleichwertige Maxima unter dem Ramulus- und dem Blütenhöcker. Das Zellbild gestattet also nicht die Aussage, daß der Blütenhöcker auf dem Ramulushöcker ausgegliedert werde, aber ebensowenig, daß er völlig getrennt von ihm entstehe. In einer Kolbenzone zwischen Abb. 15 und 14, wo gerade die ersten Andeutungen der Höcker zu ahnen sind, sieht es auch im Schnittbild aus, als ob nur Ramulushöcker vorliegen.

Bei dem vorstehend geschilderten Modus handelt es sich nur um erste Hinweise zur Histogenese des Infloreszenzbodens. Eingehendere Untersuchungen müssen z. B. klären, in welchem Umfang die zweite und die dritte Schicht zellgenetische Einheiten sind, denn einwandfrei durchgehend lassen sich die Schichten nicht verfolgen.

Die Ausgliederungsfolge der Ramulus- und Blütenhöcker auf dem Infloreszenzboden scheint mit der Verteilung der Zellteilungsaktivität im Internodium zusammenzuhängen. Ein Indiz für das geringere Längenwachstum des Internodiums im Bereich des oberen Meristemmantelrandes wurde schon p. 464 erwähnt. Man vergleiche dazu die geringe Achsenstreckung zwischen dem Oberrand des weiblichen Kolbens und der Achsel des ersten männlichen Tragblatts in Abb. 11. Die Größe der Internodiumzellen unterhalb (= innerhalb) des Meristemmantels nimmt am Internodium von oben nach unten ab, und in der gleichen Richtung verringert sich die Häufigkeit der periklinen Wände im Infloreszenzboden selbst ganz allmählich (vgl. Abb. 13—15). Daraus kann auf ein akropetal abklingendes Längenwachstum des Internodiums geschlossen

werden; entsprechend erfolgt die Verdickung des Infloreszenzbodens und ebenso die Ausgliederung der Ramulus- und Blütenhöcker basipetal.

Doch darf diese Feststellung einer basipetalen Ausgliederungsfolge nicht dazu führen, daß man übersieht, wie gering die Unterschiede zwischen ältesten und jüngsten Höckern sind: Die Ausgliederungsfolge ist durchaus nicht weit von einem simultanen Modus entfernt. In Abb. 12 ist der Umriß von weiblichen Blütenhöckern an der Grenze zum männlichen Infloreszenzboden angedeutet. Diese Höcker sind nur wenig weiter entwickelt als der Blütenhöcker in Abb. 14 von oberhalb der Kolbenmitte. Obwohl nun die Blüten- und Ramushöcker aus diesem Bereich bestimmt noch nicht weit über erste Andeutungen hinaus sind, lassen sich Anfänge beider Höckergrößen noch bis ins untere Viertel des Kolbens verfolgen. Und bei der anschließenden glatten Kolbenoberfläche (Abb. 15) wird die Höckerbildung schon durch perikline Teilungen in der 2. und 3. Schicht vorbereitet.

d) Diskussion zum weiblichen Infloreszenzboden und zu den subfloralen Achselknospen

Rohrbach (1869: 35) sagt in einer knappen Darstellung über die Ausgliederungsfolge: „die männlichen Blüthen entstehen nämlich an der Axe in akropetaler Folge, die weiblichen dagegen in basipetaler. Die erste Anlage geschieht in auf einander folgenden Ringzonen gleichzeitig im ganzen Umkreis der Axe", und Goebel (1882 a: 403) bestätigt die basipetale Reihenfolge. In einer etwas unklaren Beschreibung (Höckerseite?) gibt auch Dietz (1887: 15—16) eine basipetale Folge an, widerspricht aber der Angabe Rohrbachs vom gleichmäßigen Erscheinen in einer Höhe der Blütenstandsachse und erwähnt Lücken, die durch später auftretende Höcker ausgefüllt werden.

Die richtige Darstellung dürfte in der Mitte liegen. Der Einwand von Dietz ist in gewissem Grade berechtigt; von später ausgefüllten Lücken zu sprechen ist jedoch übertrieben. Zumal schon die vertikalen Unterschiede am Kolben nur bei Beachtung größerer Strecken faßbar werden, sind die horizontalen Größenunterschiede der Höcker an den von mir geprüften Kolben unerheblich. Damit erweisen sich die Hoffnungen, die Dietz' Schilderung für eine Suche nach Partialinfloreszenzen erweckte, als gegenstandslos.

Die frühen Entwicklungsstadien des Infloreszenzbodens, in denen er noch als ringförmiger Meristemwulst in der Blattachsel sitzt, sind bisher noch nicht beschrieben worden. Die ontogenetischen Untersuchungen durch Rohrbach, Hofmeister, Goebel und Dietz setzen zu spät ein, um den Achselsproßcharakter richtig zu sehen. Hofmeister (1870: 478) hält den Infloreszenzboden für die verschmolzenen Basen der Ramuli. Goebel (1882 a: 394 ff.) stellte bei den Hochblättern „keine Axillarsprosse" fest, beschreibt den embryonalen Zustand der äußersten Zellschichten des mehrere Zentimeter langen weiblichen Kolbens sowie die basipetale Blütenausgliederung, und meint weiter unten

(p. 406): „Die Döllsche »Erklärung« [Döll spricht von „Verzweigungen einer Rispe"] ... bedarf, als vollkommen antiquirt, hier keiner Erwähnung."

Mit ähnlicher Schärfe lehnt Dietz (1887: 35—36) die Rispentheorie unter Hinweis auf die Entwicklungsgeschichte ab. Er versteigt sich dabei sogar zu der Behauptung, die Arbeit von Čelakovský (1885) bestehe „übrigens nur aus einer Zusammenstellung von Kunstausdrücken".

Nach den vorliegenden Untersuchungen ergibt aber die Ontogenese keinen stichhaltigen Einwand gegen den Achselsproßcharakter des Infloreszenzbodens. Im Gegenteil ist die Herkunft aus der Achsel in den frühen Stadien eindeutig, und bei den älteren Stadien können die basipetal fortschreitende Differenzierung des Meristemmantels und die entsprechende Ausgliederung der Höcker, an welche Verhältnisse wohl Dietz gedacht haben mag, zwanglos als sekundäre Erscheinungen abgewertet werden. Der umkleidende Meristemmantel muß sich ja dem Wachstumsmodus seines Internodiums anpassen.

Bei *Sparganium* erfolgt die Ausgliederung der PI-Höcker auf dem Infloreszenzboden des Doppelköpfchens zwar deutlich zentripetal, jedoch nicht ausgeprägt sukzessiv (s. U. Müller-Doblies Abb. 24 und 27). Der Schritt von *Sparganium* zu *Typha*, von fast simultaner racemoser Ausgliederungsfolge zu einem fast simultanen Modus, der nur wenig ausgeprägt nach einer basipetalen Folge hin abgewandelt wurde, erscheint durchaus im Bereich des Möglichen.

Die Frage, ob der weibliche Infloreszenzboden ein Achselprodukt, und näherhin, ob er auf *Sparganium*-Verhältnisse zurückführbar ist, dürfte damit auch aus ontogenetischer Sicht endgültig positiv beantwortet sein.

Eine andere Frage ist jedoch das Wie der Organisation dieses Achselprodukts. Vor allem die Zahl der Verzweigungsgrade im weiblichen Kolben ist problematisch. Ich sehe drei Möglichkeiten:

1. Der ♀ Kolben ist ein Seitensproß, der als nächstfolgende Auszweigung die Ramuli trägt. Die Blüten sitzen an Achsen 3. Grades (Ramuli), sind selbst also Achsen 4. Grades. Der ♀ Kolben entspricht somit einem ♀ Doppelköpfchen der „unverzweigten" Sparganien (Čelakovský 1885, Goebel 1931). In diesem Fall ist *Typha* ebenso wie alle Sparganien, mit Ausnahme von *S. erectum* s. l., wesentlich vierachsig im Sinne A. Brauns 1851: 39 (cf. Hamann 1958: 71).

2. Nur der mittlere, am oberen Kolbenrand durch Kerben markierte Längsstreifen entspricht dem *Sparganium*-Doppelköpfchen, die Gegenachselkomplexe und eventuell weitere Längsstreifen des Kolbens sind Beiknospen mit gleicher Doppelköpfchenorganisation (vgl. Abb. 35/2 mit etwa 2/2). Die Blüten wären wie in der 1. Möglichkeit Achsen 4. Grades.

3. Der ♀ Kolben entspricht einem rein weiblichen Seitenzweig von *Sparganium simplex*, der bei dieser Art zwar selten voll entwickelt, aber stets angelegt wird (U. Müller-Doblies 1969: 398 u. 410). Die Gegenachselkomplexe gehen in diesem Fall auf die basalen Doppelköpfchen des Seitenzweiges zurück, ihre Blüten sitzen also an Achsen 4. Grades, sind selbst Achsen 5. Gra-

des. Der Achselkomplex müßte dann allerdings auf ein dreifach racemoses Endkonglomerat zurückgehen, wofür ich keine Hinweise am Kolben kenne. (Entsprechend dem *S. erectum* wäre *Typha* in diesem Fall „wesentlich fünfachsig".)

Eine Entscheidung ist mir nicht möglich, und ich glaube annehmen zu dürfen, daß sie überhaupt unmöglich ist, ja, daß es grundsätzlich falsch wäre, eine der drei Deutungen als allein richtig herauszustellen. Vielmehr möchte ich hier drei Tendenzen sehen, die bei der Gestaltung der Infloreszenz in wechselndem Ausmaß mitwirken. Eine nähere Erläuterung dieser Hypothese würde allerdings in reichlich spekulative Regionen führen, und so möchte ich darauf verzichten, bis einige Details der Ontogenie und Bildungsabweichungen bei *Sparganium* und *Typha* eine deutlichere Sprache sprechen.

e) Die Ramuli

Deutlich racemose Partialinfloreszenzen, die Ramuli, finden sich nur am weiblichen Kolben. Sie stehen als winzige Seitenzweige senkrecht vom Infloreszenzboden ab. Sie entwickeln in charakteristischer Folge erst fertile Blüten, dann sterile Blüten mit einem hypertrophen keulenförmigen Pistillodium und schließlich noch Blütenrudimente (z. B. Abb. 20). Zahl und Stellung der Blütentypen schwanken in so weiten Grenzen, daß ich mich noch nicht dazu äußern möchte. Die Zahl der schnellen Behauptungen und Verdammungen ist in dieser Frage schon übergroß. (Beachte die gestörte Schraubenstellung in den Diagrammen 26/2 sowie 29 u. 28.)

Eine differenziertere Folge der Blütentypen wird von Dietz (1887: 21) beschrieben und von Kronfeld übernommen, erscheint mir aber nicht berechtigt: Zwischen den fertilen Blüten und den sterilen mit Pistillodien soll noch ein weiterer steriler Blütentyp stehen, der den fertilen Blüten gestaltlich ähnlich sei, jedoch keine Samenanlage besitzen soll. Engler (1887 b), der sich in der Beschreibung der Abfolge ausdrücklich auf Dietz beruft, hat diesen Typ stillschweigend übergangen. Wohl findet man an den Ramuli der reifenden Kolben häufig taube Blüten, und zwar bevorzugt zwischen den Früchten und den Pistillodien (Karpodien), jedoch besitzen sie durchaus eine Samenanlage bzw. einen fehlgeschlagenen Samen und können ebensogut fehlen wie regellos zwischen den Früchten stehen; wahrscheinlich ist nur die Bestäubung ausgeblieben. Gelegentlich findet man auch ein Pistillodium tiefer am Ramulus inseriert als eine Frucht mit gutentwickeltem Samen.

In der floristischen Literatur ist seit Čelakovský (1885: 624) mehrfach der sippenspezifische Wert dieser kleinen Äste betont worden. Bei den beschriebenen und abgebildeten Strukturen (am ehesten zugänglich bei Hylander 1953, Fig. 10 I—K) handelt es sich jedoch nicht, wie wohl allgemein angenommen wird, um die ganzen Ästchen, sondern nur um deren derben sockelartigen Abschnitt. Čelakovskýs gute Beschreibung der Abgliederung eines Terminalteils bei der Fruchtreife (1885: 628, Fußnote) ist völlig unbeachtet geblieben. Der schmächtige, meist sogar längere Terminalteil

der Ramuli zeigt nach ersten orientierenden Beobachtungen noch weitaus bessere Merkmale als der Sockel, wahrscheinlich sogar die tiefgreifendsten Unterschiede, die die Arten der Gattung *Typha* überhaupt aufweisen können, und zwar werden die letzten Ausgliederungen des Scheitels in charakteristischer Weise reduziert:

1. Bei allen untersuchten Arten der Sektion *Bracteolatae (T. angustifolia, T. cf. domingensis, T. minima* und *T. elephantina)* werden zuletzt nur noch sterile Tragblätter bzw. deren Rudimente angelegt (Abb. 17 u. 18).
2. Bei den Arten der Sektion *Typha (= Ebracteolatae)* sind die letzten Ausgliederungen Blütenrudimente, und zwar
   a) bei *T. latifolia* und *shuttleworthii* verkümmert zuerst das Gynoeceum; es wird nur noch als Ringwall angelegt (Abb. 30/3), während die — allerdings weniger zahlreichen — Perigonhaare meist noch die charakteristische Höhe der übrigen Perigonhaare des Kolbens erreichen: Die letzte Ausgliederung ist in der Regel ein „Haarkranz" (Abb. 20 u. 30)
   b) bei *T. laxmannii* verkümmert zuerst das Perigon: In Abb. 21 zeigt die letzte Ausgliederung, ein noch ansehnliches Pistillodium, gerade nur noch zwei Tepalenanlagen. In Abb. 22 und 23 sind die letzten Ausgliederungen auf jüngeren Stadien stehengeblieben und haben sich nur zu nackten Pistillodienrudimenten entwickelt, in Abb. 23 sogar kaum vom Ramusscheitel unterscheidbar.

Die Ramuli enden also stets mit einem offenen Scheitel. Zwar spricht Dietz (1887: 21) bei *T. latifolia* von einem Trichomenkranz, den die Achsenspitze nach Einstellung ihres Wachstums hervorbringt, und Čelakovský (1891: 268) deutet diesen Kranz als Rudiment einer Terminalblüte, doch zeigt die Abb. bei Dietz Taf. 2, Fig. 10 unverkennbar den kleinen zur Seite gedrängten Vegetationspunkt, entsprechend unserer Abb. 20. Seine Abb. 9 zeigt übrigens einen schematischen Ramusscheitel von *T. angustifolia* mit mehreren Brakteen ohne Blüte, jedoch schildert er dieses Verhalten, als sei es eine Ausnahme, die er nur „in 1—2 Fällen" beobachtet habe.

Lassen sich nun diese Ramuli mit den PI der *Sparganium*-Doppelköpfchen vergleichen? Auf den ersten Blick scheint die Ramusstruktur mit ihrer differenzierten Blütenfolge einer Ableitung der Typhen von *Sparganium* lebhaft zu widersprechen. *Sparganium* hat ja die entsprechende Achse fast völlig reduziert, sozusagen in die Doppelköpfchenachse eingezogen.

Doch bei näherer Betrachtung, besonders der Ontogenese, zeigen die Ramuli, daß sie gerade auf der Grundlage einer solchen reduzierten Achse entstehen. Der Ramusscheitel ist anfangs flach und breit wie bei *Sparganium* der PI-Scheitel und wird schnell von seinen Tochterachsen, den Blüten, an Höhe übertroffen. Erst nachdem die Hauptmenge der Blüten ausgegliedert worden ist, wölbt sich der Restscheitel stärker auf, und der sichtbar selbständige Ramulus entsteht. Dieser ist also eine Neubildung durch einen späten Streckungs-

impuls. Man kann am fertigen Ramulus der Sippen um *T. latifolia* und *T. angustifolia* drei Abschnitte unterscheiden:

1. eine flache Basis mit jenen Blüten, die scheinbar auf der Kolbenspindel stehen, und zwar so dicht, daß der Ramulus keine freie Oberfläche besitzt (die Grenzen der Ramuli gegeneinander lassen sich in diesem Zustand höchstens an den Blütenbrakteen bestimmen, cf. p. 465)
2. den derben Sockel, dessen Epidermiszellen in der Aufsicht starke, getüpfelte Wandverdickungen zeigen
3. den schlanken Terminalteil mit gleichmäßigen, dünneren Epidermiswänden.

Was die ausgeprägtere Metamorphose der Pistillodien anlangt, so ist die Tendenz zu solchen Bildungen schon in den merkwürdigen Karpellrudimenten der PI-Scheitel von *Sparganium* angedeutet (s. U. Müller-Doblies Abb. 40 bis 44).

f) Der männliche Infloreszenzabschnitt

Der Bauplan des männlichen Kolbens ist noch weitgehend im Dunkel. Die Hinweise, die *Typha* selbst in ihrer Ontogenese gibt, sind so gering, daß die Organisation überwiegend auf vergleichendem Wege erschlossen werden muß.

Der männliche Kolben wird von etwa 3—9 distich alternierenden Hochblättern (bzw. deren Teilblättchen, s. u. S. 472 sq.) unterbrochen (Abb. 1 u. 39) und läßt somit erkennen, daß er aus mindestens ebensoviel Internodien (Partialinfloreszenzen 1. Grades, Partialkolben) besteht. Da die obersten Hochblätter stark reduziert sind, ist mit Čelakovský (1885: 622) anzunehmen, daß der verbleibende Endabschnitt noch weitere Internodien enthält. Čelakovský vermutet dann allerdings — wie er es 1885: 620 auch für *Sparganium* tut — eine terminale Partialinfloreszenz als Abschluß. Für *Sparganium* konnte indessen von U. Müller-Doblies (1969: 387 sq.) nachgewiesen werden, daß das Endköpfchen keine terminale PI enthält, sondern nur aus akropetal zunehmend reduzierten lateralen Doppelköpfchen besteht. Für *Typha* darf mit großer Wahrscheinlichkeit Entsprechendes angenommen werden. Eine Abgrenzung der oberen PI erscheint zwar unmöglich, aber das offene Scheitelverhalten ist in der Regel deutlicher als bei *Sparganium:* bisweilen wird der Scheitel so gut von Blüten oder Bildungsabweichungen aufgebraucht, daß er sich nicht mehr auffinden läßt; doch oft bleibt noch ein freies Spitzchen übrig.

Ebensowenig wie im terminalen Bereich gelingt es an den tieferen männlichen Internodien, die PI nach der Ausgliederung der Stamina anders als durch die Hochblätter abzugrenzen. Die übereinander liegenden Komplexe verschmelzen genauso vollkommen wie die Flanken eines Achselmeristems in der Gegenachsel. Die ganze männliche Spindel wird so — mit Ausnahme der vorher angelegten Hochblätter — von einem kontinuierlichen Mantel aus meristematischem Achselsproßgewebe umgeben: Sie wird ein geschlossener

Infloreszenzboden. Auch die getrennten Loben einer Hochblattanlage werden ringsherum von männlichen Blüten umflutet.

Wie oben auf S. 466 zitiert wird, sollen sich nach Rohrbach die Blüten im männlichen Infloreszenzabschnitt akropetal entwickeln. Diese Angabe wird von Dietz (1887: 8) bestätigt, Briggs & Johnson (1968: 65) hingegen geben für jeden Partialkolben eine basipetale Aufblühfolge an, wobei aber die obersten Internodien (= Partialkolben) zuletzt reifen sollen. Nach meinen Beobachtungen erklärt sich dieser Widerspruch nicht durch Unterschiede zwischen Ausgliederungs- und Blühfolge. Alle vier Autoren haben vermutlich richtig gesehen, daß die Blüten des Terminalbereichs gemindert sind: Sie werden etwas später angelegt, blühen meist einen Tag später, und ihre Antheren sind meist auffällig kürzer (Rohrbach und Dietz haben offenbar diesen Befund überbewertet). An den 1 bis 2 untersten männlichen Partialkolben hingegen findet sich bei *T. latifolia* wie am weiblichen Kolben eine basipetale Ausgliederungsfolge, wobei die größten Höcker an den Schmalseiten des elliptischen Spindelquerschnitts sitzen. Abgesehen von diesen geringen Entwicklungsunterschieden am oberen und unteren Ende des männlichen Infloreszenzabschnitts geschieht die Ausgliederung der männlichen Blüten so gleichzeitig, daß ich keine Altersunterschiede an den blattfreien Partialkolbengrenzen feststellen konnte.

Im Kapitel über die männliche Blüte wird noch auf die Frage einer PI-Gliederung zweiten Grades eingegangen.

g) Stellung der Infloreszenz im Bauplan

Typha ist wie *Sparganium* ein sympodialer Rhizomgeophyt (cf. U. Müller-Doblies, Abb. 4). Wie bei *Sparganium* haben die monopodialen Sproßabschnitte aller untersuchten Arten nur eine sehr beschränkte Lebensdauer. Entweder schließen sie im ersten oder zweiten Jahr mit einer terminalen Infloreszenz, oder sie sterben im zweiten, spätestens wohl im dritten Jahr ab. Die Innovation erfolgt — wie allgemein bei Rhizompflanzen üblich, selbst unter Moosen (z. B. *Climacium*) — an der Umbiegungsstelle vom Plagiopodium zum Orthopodium. Gewöhnlich treiben hier ein bis drei Knospen aus, denen später im Jahr oder in der nächsten Vegetationsperiode noch weitere, und zwar höher gelegene Knospen folgen können. Die neugebildeten Sprosse können ihrerseits sofort wieder Fortsetzungssprosse austreiben lassen: iterative Innovation. Bis zu drei Sproßgenerationen wurden in einer Vegetationsperiode beobachtet.

h) Typologie der Infloreszenz

Nach den infloreszenztypologischen Kriterien Troll's (1964) liegt bei *Typha* eine polytele Synfloreszenz vor. Die genaue Charakteristik stößt auf erhebliche Schwierigkeiten. Die Struktur der racemosen Floreszenzen wird so mannigfaltig abgewandelt, daß keine Zuordnung zu einem bestimmten Typ des Botryums erfolgen kann: An der Basis des Ramulus sind die Blüten kopfig gehäuft (Abb. 26/1), weiter oben ährig (Abb. 20), und bisweilen mit verlänger-

ter Achse unter den ersten Perigonhaaren (Abb. 20, Fl_1st), also traubig angeordnet; und im männlichen Bereich sind die Floreszenzen so stark reduziert (über die Köpfchenstufe hinaus), daß ihre Grenzen untereinander — jedenfalls nach heutigem Wissen — nicht mehr feststellbar sind. Ebensowenig kann eine Hauptfloreszenz abgegrenzt werden. Es ist anzunehmen, daß eine solche überhaupt nicht mehr ausgebildet wird: *Typha* hat sich wahrscheinlich wie *Sparganium* auf die tieferen Parakladien beschränkt, besitzt also wohl eine Rumpfsynfloreszenz.

2. Blattmorphologie

a) Zur Blattfolge an der relativen Hauptachse

Die Blattfolge der Innovationssprosse von *Typha* wird durch ein adossiertes Vorblatt eröffnet. Es folgen am Plagiopodium (horizontaler Rhizomabschnitt) etwa fünf bis zehn scheidige Niederblätter in districher Anordnung. Ihre Basis ist stengelumfassend, wurde jedoch niemals (bei *Sparganium* nicht selten) röhrig geschlossen angetroffen; ebenfalls im Unterschied zu *Sparganium* sind die Blattachseln leer (s. o. S. 459).

In der Blattfolge des Orthopodiums — abgesehen von den Infloreszenzachsen bei *T. minima* — gewinnen die Scheidenblätter rasch an Länge, und dann erscheint an Stelle der Knorpelspitze die Blattlamina der Laubblätter und tritt immer mehr in den Vordergrund. Am Übergang von der Scheide zur Spreite läuft erstere in mehr oder weniger ausgeprägte Anhänge aus (Abb. 37): Vaginalstipeln im Sinne von Glück (1919), wohl Scheidenlappen nach der Terminologie von Weberling (1955, 1958, 1967). (Die Scheiden werden früh angelegt, und die Anhänge sind dann schon angedeutet, entwickeln sich aber nicht proleptisch. Nicht selten werden den Typhaceae Nebenblätter abgesprochen, doch offensichtlich nicht auf Grund der feinen Differenzierung Weberlings nach dem Grad der Prolepsis in Scheidenlappen und „echte" Stipeln.) In einem größeren basalen Abschnitt überlappen sich die Scheiden, wobei sie sich bisweilen gegenseitig zerschneiden und zu einem häufigen Wechsel von Decken und Gedecktwerden verzahnen: ein Hinweis auf ein spätes Randwachstum. Während sich in Abb. 1/2 die Ansatzstellen der untersten Blätter bis zum Tragblatt des weiblichen Kolbens ($Br_{♀}$) in der Gegenachsel fast berühren (die abpräparierten Scheiden überlappten sich leicht, Abb. 1/1), umgreifen die oberen Blätter immer weniger ihre Mutterachse, und die Scheiden-Spreiten-Differenzierung wird immer undeutlicher. Beim ersten männlichen Tragblatt in Abb. 1/1 ist das Scheidenende noch durch undeutliche Scheidenlappen markiert. Bei $Br_{♂4}$ in Abb. 1/2 sind letztere kaum noch und bei $Br_{♂2}$ überhaupt nicht mehr zu erkennen. Doch schon vorher, am ersten männlichen Tragblatt, tritt eine leichte Ausrandung der Blattspitze auf. Die dabei entstehenden Loben können also nicht — zumindest nicht unmittelbar — den Scheidenlappen (Vaginalstipeln) entsprechen. Bei den oberen Hochblättern wird die Bucht immer tiefer, und das Hochblatt $Br_{♂7}$ tritt in zwei getrennten Loben auf. Nicht

selten findet man auch drei getrennte Lappen, und Abb. 40 zeigt ein vierlobiges Hochblatt. Übrigens braucht die Zerteilung nicht kontinuierlich zuzunehmen: auf ausgerandete Blätter kann auch wieder eines mit ungeteilter Spitze folgen; auch in Abb. 39 nimmt die Teilung nicht ganz kontinuierlich zu.

Goebel hat diese von ihm entdeckte[7] Erscheinung mehrfach benutzt, um energisch gegen den Begriff des Dédoublement zu polemisieren (er bezieht sich dabei außer 1882 b immer auf dieselbe Abbildung, am zugänglichsten in der Organographie 1928, Fig. 486). Da diese Gedankengänge und ihre Wandlung eng mit dem Objekt *Typha* verknüpft sind und die Warnung vor dem leichtfertigen Gebrauch von Dédoublement-Hypothesen durchaus noch aktuell ist, seien hier einige Zitate zusammengestellt:

1882 a, p. 394: „Bei 5 endlich sehen wir drei kleine, vollständig isolirte, durch ziemlich breite Streifen der Inflorescenzaxe getrennte Blättchen auftreten, die unmöglich mehr als Theilblätter einer Blattanlage betrachtet werden können, wenn man es nicht vielleicht fertig bringt, die letztere sich ins Gewebe der Inflorescenzaxe versenkt zu denken und durch Hinzufügung des Wortes »congenital« eine »Erklärung« zu bewerkstelligen, die hier wie meistens, wo es sich um »congenitale« Erscheinungen handelt, nichts ist als eine Umschreibung auf Grund einer unbewiesenen Voraussetzung."

1882 b, p. 472: „Hier von einer »congenitalen Spaltung« zu reden wäre eben nur eine Redensart, die den Thatbestand unnöthig umschreibt."

1884, p. 299: „Es wäre nur eine Wortumschreibung, wenn man sagen wollte, das die letzteren tragende gemeinsame Basalstück sei nicht zur Ausbildung gelangt."

1928, p. 465—466 hingegen benutzt er gerade *Typha*, um die „Kongenitale Spaltung" zu demonstrieren: „Es tritt hier nur an einzelnen Punkten der Querzone der Sproßachse, die sonst einheitlich zur Entwicklung einer Blattanlage verwendet wird, ein Auswachsen ein."

Zu dieser Deutungsänderung dürften die klaren Überlegungen Čelakovskýs (1891: 225—226) erheblich beigetragen haben. Vielleicht gelingt es später einmal, bei *Typha* exakt nachzuweisen, daß bei den zweispitzigen Blättern die zwei Spitzen als getrennte Anlagen zuerst entstehen. Einen deutlichen Hinweis auf solche nachträgliche, allmähliche Vergrößerung der Blattansatzstelle kann man aus dem Vergleich des weiblichen Kolbentragblattes in Abb. 1 und 38 entnehmen: Die Blattränder sind in der Gegenachsel aneinander vorübergeglitten.

b) Das Perianthproblem

Das dringlichste Problem der Morphologie von *Typha* ist eine elementare Homologiefrage: Sind die haarartigen Gebilde im weiblichen und männlichen Kolbenabschnitt reduzierte Blätter oder nur Emergenzen?

In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts heftig umstritten, ist es in unserem Jahrhundert sehr still um diese Frage geworden. Der consensus

[7] Eine mehr oder weniger tiefe Ausrandung der oberen Hochblätter wird allerdings schon von Schnizlein (1845) abgebildet, und zwar für beide Gattungen, *Typha* und *Sparganium*.

omnium scheint weitgehend erreicht: die meisten systematischen Handbücher und Floren[8] bezeichnen die männlichen und weiblichen Blüten als nackt und sprechen damit den haarigen Gebilden die Perigonnatur und fast immer auch die Blattnatur ab. Recht selten wird die Deutung der Haare als problematisch hingestellt (Lotsy 1911, Eckardt 1964 c), oder es wird eine neutrale Formulierung gebraucht, etwa: „An Stelle des Perianths haarartige Bildungen" (Wettstein 1935; ähnlich auch Firbas im „Strasburger" 1939 ff.). Nur verhältnismäßig wenige Werke erkennen die Haargebilde ohne Einschränkung als Blütenhülle an: Rauh (1954 a) im Schmeil-Fitschen (dagegen Rauh 1954 b „ohne Perianth"), Baroni (1932, 1955) sowie im englischen Sprachbereich mehrere Autoren wohl im Anschluß an Bentham & Hooker (1883), Rydberg (1932), Hutchinson (1934, 1959), Bailey (1949), Lawrence (1951), Benson (1957) und Porter (1959). Während manche Vertreter der Deutung als bloße Haare betonen, daß die Haare heute nicht mehr als Perianth angesehen werden (Ridley 1930, Schumann 1904), und andere Autoren aus demselben Lager wenigstens die Perianthdeutung erwähnen (Rendle 1930, Emberger 1960, Clapham, Tutin & Warburg 1962, de Witt 1965), geben die Anhänger der Perianth-Theorie mit keinem Wort zu erkennen, daß sie um die andere Deutungsmöglichkeit wissen, und man könnte meinen, daß sie auf überholte Quellen zurückgreifen.

Dieser Stand der Dinge ist besonders überraschend, wenn man darauf stößt, daß die entscheidenden Beobachtungen schon seit dem vorigen Jahrhundert vorliegen und schon von Čelakovský mehrfach (1885, 1891, 1896) wohldurchdacht ins Treffen geführt worden sind.

Es scheint heute sehr angebracht, die alten Angaben zu überprüfen, zu ergänzen und mit Hilfe der Homologiekriterien auszuwerten (Remane 1956, Eckardt 1964 b). Hierbei muß im folgenden z. T. auf die Ergebnisse späterer Kapitel vorgegriffen werden, doch erschien es umgekehrt nicht sinnvoll, z. B. die Blütenorganisation eingehend zu behandeln, ehe nicht geklärt ist, ob bloße Trichome oder reduzierte Blätter vorliegen.

---

[8] Graebner (1900 a), Campbell (1911: 165), Warming-Möbius (1911, 1929; 1902 noch allein Warmings neutrale Formulierung von 1890), Rendle (1930). Englers Syllabus bis 1936, Diels (1942), Core (1955), Emberger (1960, allerdings mit Zweifel: „périanthe?").

Floren, sofern sie ausdrücklich auf das Perianth eingehen (jene zahlreichen, die lediglich das Vorkommen von Haaren an den Blüten beschreiben, seien übergangen): Fritsch (1897, 1922), Schinz & Keller (1900, 1905), Thomé (1903), Hegi (1906, 1936), Vollmann (1914), Hayek (1933), Steffen (1940), Rothmaler (1956), Robyns (1958), Thompson (1961: „Flowers ... naked ... Perianth of ..." beschreibt anschließend das Perianth wie Hutchinson! Ein ähnlicher Lapsus unterlief schon Koch (1844), wo die Familienbeschreibung für und die Gattungsbeschreibung gegen die Perigondeutung spricht), Douin in Bonnier o. J., Fernald (1950), Hylander (1953), Roessler in Merxmüller (1967).

Nach der Stellung kann man bei den zweifelhaften Gebilden dreierlei Typen unterscheiden:

a die Haargebilde auf der männlichen Kolbenachse,
b die Haargebilde auf dem Stiel der Fruchtknoten und
c bei der Mehrzahl der Arten (Sektion *Bracteolatae*) Haargebilde auf den Ramuli und der weiblichen Kolbenachse.

Als Deutung wurde angeboten:

Für **a** 1. Staminodien (Kunth 1831, Parlatore 1842, Schur 1851, Godet 1853, Kittel 1853, Coste 1906)
2. Pistillodien (Morong 1888)
3. Perigon bzw. Kelch (übliche Deutung in der Zeit von Linné bis zu den Autoren der Mitte des 19. Jahrhunderts, Čelakovský 1885, 1891, 1896, sowie im 20. Jahrhundert — ohne erneute Untersuchung des Objekts — die schon S. 474 genannten Autoren)
4. Tragblätter (Ganguly 1959 b, Briggs & Johnson 1968, Crespo & Pérez-Moreau 1967)
5. Pubeszenz, Trichome (besonders seit Richard 1833, vgl. die folgende Übersicht und Fußnote 8)

Für **b** 1. Staminodien (Kunth 1831)
2. Pistillodien (Endlicher 1836—41, Kittel 1853)
3. Perigon bzw. Kelch (wie unter **a** 3., außerdem Morong 1888, cf. **a** 2. und **c** 2.)
4. Pubeszenz, Trichome (wie unter **a** 5.)

Für **c** 1. Tragblätter (Dupont 1834 und fast alle Autoren)
2. Pistillodien (Morong 1888)
3. Trichome (Dietz 1887)

Wenn man sich auf die Grundfrage beschränkt, Blatt oder Trichom, so ergeben sich folgende Kombinationen:

1. **a** bis **c** sind Blätter (Schnizlein 1845, 1843—46, Rohrbach 1869 [vgl. unter 3. Rohrbach 1870 a], Čelakovský 1885, 1891, 1896)
   a und **b** sind Blätter, **c** sind noch unbekannt (Linné, falls sich schon bei ihm Ansätze zur Homologisierung des Perianths mit Blättern finden)
2. **a** und **c** sind Blätter, **b** sind Trichome (Ganguly 1959 b, Briggs & Johnson 1968)
   a sind Blätter, **b** sind Trichome, **c** sind noch unbekannt (Hall 1825, Ruthe 1834)
3. **a** sind Trichome, **b** und **c** sind Blätter (Rohrbach 1870 a, Wilson 1909)

4. **a** und **b** sind Trichome, **c** sind Blätter (Goebel 1882, Engler 1887 a und b, Kronfeld 1889 c, Graebner 1900 a, hierher neigt auch Eichler 1875, der als Möglichkeit noch 1. erwähnt und betont, daß er für **a** und **b** dieselbe Deutung annehmen möchte)
   a und **b** sind Trichome, **c** nicht bekannt bzw. nicht untersucht (Richard 1833, Schaffner 1897)
5. **a** bis **c** sind Trichome (Dietz 1887)

a Die Haargebilde auf der männlichen Kolbenachse

Zur Bewertung der morphologischen Dignität dieser recht variablen Gebilde wurde bisher fast ausschließlich das Lagekriterium benutzt. Schon manche vorlinnésche Autoren sprechen bei den männlichen Blüten von einem Kelch (Magnol posth. 1720), und ebenso Linné (1737) in den Genera plantarum; in der Folge werden die Haargebilde von allen (fide A. Richard 1833: 199) Autoren als Kelch bzw. allgemeiner als Perianth anerkannt, bis L. C. Richard (1833: 194) den Haaren „certissime" jede Beziehung zu den Stamina abspricht. Lebhaften Widerspruch findet er nur bei Schnizlein (1845: 14), der in seiner Beschreibung von *T. angustifolia* (p. 7) betont, daß die Fäden der Blütenhülle dicht an der Basis der Staubfäden sitzen, und der für die breiteren, gabelspaltigen Fäden angibt, daß sie den Stamina superponiert zu sein scheinen. Doch diese Lagebeziehung wird von allen späteren Beobachtern bestritten (u. a. Eichler, Goebel, Engler s. u. S. 487), und auch ich glaubte lange, eine regellose Stellung zwischen den Staminalgruppen bestätigen zu müssen. In der Tat kann man wegen der schwankenden Zahl der Haargebilde kein regelmäßiges Perigon ausmachen, aber in der frühen Ontogenie läßt sich wenigstens erkennen, daß die Haargebilde in unbestimmter Anzahl zu einem von Lücken unterbrochenen Kreis um jede Blüte angeordnet sind (näheres im Kapitel über die männliche Blüte). Für eine eindeutig perigonartige Stellung der Haargebilde ist das zu wenig, für eine bloße Pubeszenz eine zu deutliche Ordnung. Somit kann das Lagekriterium zu keiner sicheren Entscheidung führen.

Auch das Qualitätskriterium erlaubt keine eindeutige Entscheidung. Gut entwickelte Emergenzen können anatomisch wesentlich höher organisiert sein als eindeutige, stark reduzierte Blätter. So können Emergenzen vielschichtig sein, unter Beteiligung von subdermatogenen Schichten entstehen und sogar über Leitbündel verfügen (z. B. die Stacheln von *Victoria, Gunnera* und mehreren Palmen nach Besecke 1908: 55, 76, 83; bei den Cupulen von *Castanea* p. 77 ist die Emergenznatur zumindest umstritten; auch in den Emergenzen auf den Tepalen von *Lilium* spec. gibt es Gefäße), während andererseits an Blättern im Blütenbereich nicht selten ausgedehnte epidermale Randsäume vorkommen (z. B. Abb. 49 und 155 von *Sparganium*) und häutige Hochblätter wohl auch rein epidermaler Herkunft sein können (Goebel 1928: 136 nennt *Ephedra*). Insofern ist das fast regelmäßige Auftreten von Leitelementen in den männlichen Haargebilden für sich genommen noch kein Beweis für deren Blatt-

natur. Dietz, als Entdecker des Bündels, sagt nur ganz knapp bei der Ontogenie von *T. latifolia*: „gleichzeitig tritt das Gefäßbündel auf" (1887: 14), und benutzt es ebensowenig als Indiz gegen die Trichomnatur wie die Beteiligung der Subepidermis am Haargebilde. Als einen deutlichen Hinweis auf die Blattnatur darf man jedoch wohl das rudimentäre Verhalten der Gefäße ansehen: Gelegentlich treten sie nur im oberen Abschnitt des Haargebildes auf (Abb. 60 *T. cf. domingensis*), oder Strecken guter Ausbildung wechseln mit verkümmerten Versteifungen und Lücken (Abb. 71 u. 72 *T. latifolia*), oder es finden sich vereinzelte Tracheiden mitten im Haar (Abb. 73 *T. latifolia,* bei der Gefäße häufig fehlen) oder nur an der Basis (Abb. 104 *T. laxmannii,* deren männliche Haargebilde anscheinend meist keine Gefäße mehr haben); und wenn schon die Tatsache der Gefäßversorgung eines so zarten Haargebildes wenig sinnvoll erscheint, so ist das eng benachbarte Auftreten von 2 bis 3 Leitsträngen (Abb. 50, 53, 54) erst recht nicht funktionell, sondern nur als Atavismus zu verstehen.

Wesentlich überzeugender ist die Sprache des Stetigkeitskriteriums. Schon Čelakovský hat eindringlich auf die von Goebel beschriebene und abgebildete Zerteilung der obersten Hochblätter der Kolbenachse hingewiesen (s. o. S. 472—473, Abb. 39 und 40).

Auch bei den rudimentierten Achselknospen unter der Infloreszenz wurden oben (S. 460 sq.) starke Zerschlitzungserscheinungen z. B. an den Vorblättern nachgewiesen (Abb. 6 bis 9), bisweilen sogar mit haarartigen Teilblättchen (Abb. 7/2 und 8/2). Und die männlichen Haargebilde einiger Sippen werden als vorherrschend[9] bandförmig bis oberwärts stark verbreitert und in mehrere Zipfel aufgelöst beschrieben (z. B. Rohrbach 1870 a, Tafeln bei Kronfeld 1889 c und Gèze 1912, Englers Abb. von *T. angustifolia* im Syllabus). Wie Abb. 53, weniger auch 52 von *T.* cf. *domingensis* zeigen, kann die Zerschlitzung mitunter sehr tief hinuntergehen. Auch bei *T. latifolia,* dessen Perigonhaare als stets einfach galten, konnten nicht selten Gabelhaare aufgefunden werden: Abb. 69—71, 111 und 154.

Während diese Zerschlitzungserscheinungen bei Perigonhaaren die Gestaltung an die übrigen Hochblätter annähern, können auch gleitende Über-

---

[9] Die Gestaltung der männlichen Haargebilde scheint einer sehr großen Variabilität zu unterliegen und müßte noch genauer untersucht werden. Kronfeld (1889 c: 125) findet das Haar von *T. australis* „vorzüglich charakteristisch" und fährt fort: „Aber auch *Typha domingensis* [Name verbessert] ... ist schon nach dem Haare der männlichen Spindel zu erkennen", während Gèze (1912: 116) feststellt: „Je n'ai trouvé, en définitive, aucune différence, si ce n'est quelquefois dans les dimensions générales, entre *T. domingensis* et *T. angustata* ou *australis:* ... même forme si curieuse des poils mâles." An die beiden breiteren Haargebilde bei Kronfeld (1889 c, tab. V, fig. 4, 5) reichen unsere Abb. 50—55 von *T. cf. domingensis* nicht heran. — Briggs & Johnson (1968: 64) sagen in der Familienbeschreibung „non-vascularised" für die männlichen Haargebilde; sollte das bei *T. domingensis* oder *orientalis* wirklich möglich sein?

gänge die Verbindung zu Staubblättern herstellen: Das breit gerundete Konnektiv zieht sich in eine Spitze aus, und die Pollenfächer werden kleiner und verschwinden (Abb. 210 u. 211). Die verbleibenden Gebilde (Abb. 212) unterscheiden sich noch durch eine etwas massivere Gestalt, Chlorophyllgehalt (spärlich) und gelegentliche Spaltöffnungen von den normalen Haargebilden. Aus solchen Übergängen will ich nicht schließen, daß die Haargebilde staminodialer Herkunft seien (diese Staminodien-Deutung ist im vorigen Jahrhundert gar nicht selten vertreten worden, allerdings ohne rechte Begründung, s. o. S. 475), wohl aber muß man, wenn man die Zwischenformnatur der beschriebenen Gebilde anerkennt, für die durch sie verbundenen Extreme die Homologie als erwiesen betrachten. Denn gleitende Übergänge zwischen verschiedenen Grundorganen (Wurzel, Achse, Blatt, Trichom[10]) derselben Pflanzen sind bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden (cf. Guédès 1968: 400; vielleicht liegt allerdings eine solche gleitende Reihe zwischen Trichomen und Stipeln bei den *Apocynaceae* vor, Glück 1919: 140). Somit darf man, ausgehend von der Blattnatur der Stamina, auch die umgebenden Haare als Blattgebilde ansprechen (cf. Hiepko 1965: 449—451).

b Die Haargebilde auf dem Stiel der Fruchtknoten

Eher zweifelhaft als die Blattnatur der männlichen Perigonhaare ist der morphologische Wert der Haare am Karpellstiel, wenn man sie für sich gesondert betrachtet. So haben schon von jeher manche Autoren, die den männlichen Blüten ein Perigon zusprechen, die weiblichen Blüten als nackt bezeichnet (s. 2. auf S. 475 unten). Auch hier sind es vor allem Unregelmäßigkeiten der Stellung, die zur Ablehnung der Blattnatur geführt haben (s. u. S. 491). Doch im ganzen ist hier die Homologie nach dem Lagekriterium gesicherter als im männlichen Bereich, da die Zugehörigkeit der Haare zu bestimmten Pistillen keinem Zweifel unterliegt. Dagegen steht einzig die etwas vage Beobachtung von Dietz (1887: 26): „Und wie wenig sie an einen Ort gebunden sind, beweisen 1 bis 2 Fälle, in welchen ich ihre Anfänge auch an Fruchtknoten und Griffeln fand."[11] Engler (1887 a: 157) benutzt diese Beobachtung zwar als besonders starkes Argument, und auch Čelakovský (1891: 227) gesteht, daß dieser Einwand „bedenklicher" sei als die anderen Argumente; doch ist die Beobachtung als solche so wenig gesichert, daß man sie ohne Gewissensbisse übergehen darf. Täuschungen durch anhaftende Haarfragmente sind bei Kenntnis des Objekts nur zu verständlich.

---

[10] Man kann darüber streiten, ob man das Trichom auch zu den Grundorganen zählen will oder nicht. Heute ist es zwar üblich geworden, nur von drei Grundorganen zu sprechen, doch bei Homologiefragen kann man einen Begriff brauchen, der alle vier Dinge zusammenfaßt.

[11] 1886 a: 259 sagt er noch, daß er „es in e i n i g e n Fällen wirklich beobachtet habe".

Gestaltlich weicht das weibliche Perigon in dreifacher Hinsicht vom männlichen ab:

1. die Zerschlitzung führt zu viel feineren und zahlreicheren Haaren
2. nur die Epidermis ist an der Bildung beteiligt
3. die Gebilde sind viel gleichmäßiger als die männlichen Perigonhaare

ad 1. In der Tat liegen auch beim weiblichen Perigon Zerschlitzungserscheinungen vor, die bisher allerdings übersehen worden sind. Die mehreren Haaren gemeinsamen basalen Sockelabschnitte werden unten (S. 492) kurz beschrieben. Auch mehr oder weniger hochgabelige Haargestalten lassen sich finden, und zwar sowohl an normalen Früchten (Abb. 74—76, 78) als auch (häufiger) an Pistillodien (vom Terminalteil der Ramuli, Abb. 77, und aus Kolbenzonen mit Bildungsabweichungen, Abb. 79—82).

ad 2. Die weiblichen Haare scheinen stets rein epidermaler Herkunft zu sein und besitzen, wie schon Dietz (1887: 26) feststellt, überhaupt keine Gefäße. Jedenfalls konnte ich nie solche finden und auch nie die Beteiligung der Subepidermis nachweisen (Abb. 160—174).

ad 3. Die normalen weiblichen Haare sind nur an der Basis gerade noch als flächige Gebilde zu erkennen, sonst von gleicher Dicke wie Breite, und auch die bei einigen Arten wie *T. angustifolia* und *T. minima* auftretende Verbreiterung an der Spitze reicht nicht aus, um ihnen irgend etwas Blattähnliches zu verleihen. Funktionell läßt sich dieser feine regelmäßige Bau recht gut verstehen: Das weibliche Perigon hat die neue Aufgabe der Windverbreitung der Früchte übernommen, und so fand eine Selektion auf gleichmäßige Tüchtigkeit des Flugapparates statt. Weder bei den sterilen, oberen Blüten der Ramuli noch bei den männlichen Blüten wird diese Regelmäßigkeit gebraucht; daher findet man in diesen Bereichen am ehesten unregelmäßige Zerschlitzungen, und *T. minima* und Verwandte verzichten überhaupt auf das männliche Perigon.

Die Gestaltunterschiede zu den männlichen Haaren tragen nur dazu bei, die Blattnatur noch besser zu verleugnen. Das Qualitätskriterium findet beim weiblichen Perigon, abgesehen vielleicht vom basal-interkalaren Wachstum (s. u. S. 492), nur noch Trichommerkmale vor. Und dieser blattartige Wachstumsmodus kommt durchaus auch bei echten Haaren vor (cf. Uphof 1962: 63). Zum Stetigkeitskriterium vergleiche den folgenden Abschnitt.

c Die Haargebilde auf den Ramuli und der weiblichen Kolbenspindel

Bei den Arten der Sektion *Bracteolatae*, d. h. den Sippen um *T. angustifolia*, *T. minima* und *T. elephantina* gehört zu jeder weiblichen Blüte ein Gebilde, dessen Tragblattcharakter fast allgemein anerkannt wird.

In diesem Fall gibt das Lagekriterium eine eindeutige Auskunft. Wenn sich auch bei der genaueren Untersuchung der Ramulisockel blühender oder fruchtender Kolben herausstellt, daß das Haarblättchen oft nicht ganz median sitzt, und wenn sich auch eine superponierte Stellung von Haarblättchen und Blüte am Terminalteil der Ramuli meist nicht beobachten läßt, so zeigt doch

die Ontogenie der Blüten an den Ramuli (Abb. 156—160) die primäre Lagebeziehung beider Strukturen und läßt auch die rasche konkauleszente Verschiebung der Blüten erkennen, wodurch dann die Lageverhältnisse am Terminalteil der Ramuli verwischt werden.

Dem Qualitätskriterium kommt wieder keine Entscheidungskraft zu. Zwar sehen die Brakteen durch ihren lanzettlichen bis spateligen Endabschnitt (Abb. 83—100) am blattähnlichsten unter den drei problematischen Haargebildetypen aus, aber auch sie sind wie die weiblichen Perigonhaare offenbar stets reine Epidermisbildungen und haben keine Gefäße[12]); sie haben also in dieser Hinsicht weniger Blattmerkmale bewahrt als die männlichen Perigonhaare, die nur selten einen ähnlich ganzrandig-flächigen Endabschnitt aufweisen, z. B. Abb. 58 und 65. Dietz (1887: 24) gibt an, daß die Brakteenhaare, wie er sie nennt, aus 2 bis 5 Zellschichten bestehen, und bildet Tafel I, 11 eine dreischichtige Basis im Längsschnitt ab. An einwandfreien Längsschnitten konnte ich nur zwei Schichten feststellen (Abb. 159, bei Abb. 160 ist das Tragblatt im oberen Abschnitt gedreht und dadurch scheinbar mehrschichtig).

Auf den allmählichen Übergang zwischen Brakteenhaaren und Perigonhaaren, den man an der Spitze der Ramuli beobachten kann (cf. Tragblatt Br_3 und Perigonhaar T in Abb. 25/1; Abb. 98, 99—103) macht schon Dietz (1887: 24) aufmerksam. Er benutzt allerdings diese gleitende Reihe, um den Trichomcharakter der Brakteenhaare zu beweisen. Doch daß die Reihe umgekehrt gelesen werden muß, ist in diesem Falle evident (cf. Čelakovský 1891: 268), und so steht Dietz mit der Deutung der Brakteen als Haare völlig allein. Selbst Autoren, die die männlichen und weiblichen Perigonhaare nicht als Blattderivate anerkennen, wie Goebel und Kronfeld, sprechen ohne Einschränkung von Tragblättern (Goebel 1882 a: 404 „deutliche Bracteen", Kronfeld 1887: 101, 129); und Engler (1887 a: 157) hält die Blattdeutung für wahrscheinlicher.

Aus den vorstehenden Analysen geht wohl deutlich hervor: Bei gesonderter Betrachtung der drei Typen von Haargebilden ist zwar nach dem einen oder anderen Homologiekriterium keine Entscheidung möglich, aber in den Fällen, wo sie möglich ist, spricht sie mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit für die Blattnatur. Zur Gewißheit wird diese Deutung, wenn man die Beziehungen der drei Typen untereinander betrachtet: die Überschneidungen in den gleitenden Formenreihen, die gemeinsamen Zerschlitzungserscheinungen usw. Unmittelbar auf die Homologie männlicher und weiblicher Perigonhaare weist noch eine Beobachtung Kronfelds hin: an einem „vergrünten" Kolben von *T. minima* fand er die charakteristisch „geknöpften" weiblichen Haare auch um männliche Blüten stehen (1889 c: 125).

Nachdem so die Blattnatur der Haargebilde allein aus einem Vergleich der Strukturen innerhalb der Gattung *Typha* evident geworden ist, mag noch

[12] Nur bei Abb. 89, einem brakteenartigen Gebilde aus der Zone der Bildungsabweichungen am weiblichen Kolben, fand sich ein kurzer isolierter Gefäßstrang.

ein Seitenblick auf *Sparganium* auffällig gleichsinnige Tendenzen der Perigongestaltung aufzeigen. Schon Čelakovský wies (1885: 628) darauf hin, daß die Zerteilung des *Typha*-Perigons bei den Perigonschuppen von *Sparganium* „durch den gezähnten und zerschlitzten Vorderrand in geringerem Grade angedeutet" sei. Wie Abb. 41 bis 48 zeigen, läßt sich unschwer aus den männlichen Blütenblättern eines Köpfchens von *S. simplex* eine Reduktionsreihe zusammenstellen, die zwar mit deutlich breiten mehrnervigen Schuppen beginnt, wie sie bei *Typha* nicht mehr vorkommen, aber dann über tief zerschlitzte bis zu haarförmigen, zwei- und verschieden ausgeprägt einnervigen und schließlich zu gefäßlosen Gebilden führt. Auch bei *Sparganium* ist die Zuordnung bestimmter Tepalen zu bestimmten Blüten in älteren Stadien bisweilen zweifelhaft. Einmal wurde sogar ein Tepalum gefunden, das zu zwei ♀ Blüten gehört (Abb. 112): bis sehr hoch hinauf sind zwei Tepalen Rücken an Rücken verwachsen; nur im basalen und im oberen Abschnitt (Abb. 112/1 bzw. 15) ist die Doppelnatur leicht zu erkennen. Man kann hier von zwei verwachsenen Tepalen sprechen, aber wohl ebensogut sagen, daß zwei Blüten e i n Blattgebilde gestaltlich beeinflußt haben.

Auch die oben beschriebenen Zwischenformen von Stamina und Perigonhaaren erhalten eine Bestätigung durch das Auffinden entsprechender Bildungsabweichungen bei *Sparganium* (Abb. 213—215). Wieder zeigen Spaltöffnungen auf dem Tepalum Abb. 215 letzte Spuren eines staminalen Einflusses.

> „Nicht zu kühn ist die Behauptung, dass jeder Botaniker, welcher die Typha-Blüthe zergliederte, der Ansicht huldigte, welche der unmittelbare Vorgänger zu verwerfen sich redliche Mühe gegeben hatte."
> Kronfeld (1887: 78)

3. Die männliche Typha-Blüte

a) Z a h l u n d S t e l l u n g d e r O r g a n e

Während die Umgrenzung der weiblichen Blüte in allen Entwicklungsstadien erkennbar bleibt, ist die Individualität der männlichen Blüte sehr verwischt: statt eines deutlichen Perianths gibt es nur die problematischen Haargebilde, und die Staubblätter zeigen keine regelmäßigen Gruppen, sondern stehen einzeln auf der Kolbenspindel oder sind zu mehreren durch einen gemeinsamen Stiel verbunden. Es sind daher verschiedene Deutungen vorgebracht worden, was als eine Blüte anzusehen sei, beziehungsweise die Existenz von Blüten wurde überhaupt bestritten.

1a Die meisten Autoren von Tournefort bis heute erkennen jede der Staminalgruppen bzw. die Einzelstamina als nackte Blüte an.

1b Zu den Staminalgruppen gehören noch, soweit vorhanden, die Haargebilde als Perigon.

2 Jedes einzelne Stamen ist eine nackte Blüte, die Staminalgruppen sind

also Partialinfloreszenzen, Richard (1833: 197) und Schur (1851: 193). Goebel (1882 a: 407) hält diese Deutung für „ebenso berechtigt als eine andere".

3 Nach Rohrbach (1870 a: 69) liegen gar keine Blätter vor, sondern die Stamina sind von Achsennatur. Sie bleiben einfach oder verzweigen sich und tragen terminal die Antheren.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen die geläufige Deutung Nr. 1 in der seltener akzeptierten Variante 1b. Jedoch sollte man die 2. Deutung noch nicht völlig aus den Augen verlieren; am Ende des Kapitels wird darauf etwas näher eingegangen. Die Theorie der axilen Stamina, besonders von Warming (1871 und 1873) verfochten, stieß allgemein auf heftigen Widerspruch (z. B. Hieronymus 1872, Engler 1875) und wurde unter den *Typha*-Bearbeitern nach Rohrbach nur von Kronfeld (z. B. 1889 c: 120) vertreten. Aus dem Blickwinkel der Telom-Theorie bieten sie einige reizvolle Aspekte, jedoch zeigen die Stamino-Karpelle (s. u. S. 506) überzeugend, daß zwischen Stamen und Karpell enge Homologiebeziehungen vorliegen, daß also hier von keinem einfachen, ursprünglichen Achsenverhalten die Rede sein kann.

Wieviel Stamina besitzt nun die typische männliche *Typha*-Blüte, wenn man die Staminalgruppen als Blüten anspricht? Die älteren Autoren seit Linné nennen wohl durchweg drei, während Tournefort (1700: 530) noch unvoreingenommen von „plurimis scilicet staminibus" spricht und je eine dimere und eine trimere Blüte abbildet (Tab. 301). Die morphologischen Arbeiten des vorigen Jahrhunderts zeigen dann die Schwankungsbreite auf: Richard (1833: 195) gibt 1 bis 4 Stamina an, Rohrbach (1870 a: 69), Eichler (1875: 111), Goebel (1882 a: 404—405) und Dietz (1887: 10 u. 11) nennen 1 bis 5 Stamina, Morong (1888: 3) und Kronfeld (1889 c: 120) schließlich 1 bis 7. Da die 3 am häufigsten sein soll (Eichler, Dietz, Kronfeld), bleibt sie weiterhin die typische Zahl, und Pulle publizierte noch vor wenigen Jahrzehnten „das" Diagramm der männlichen *Typha*-Blüte nach der Dreizahl.

Die Tabelle 1 bringt stichprobenartig einige Auszählungen von Staminalgruppen an fast blühreifen Kolben (außer der jüngeren Nr. 1). Eine gewisse Unsicherheit liegt in der teilweise unscharfen Trennung der Staminalgruppen. Die Stamina sitzen durchaus nicht immer wie bei den Lehrbuchblüten in einem Punkt wirtelig auf dem Träger, sondern „zweigen" häufig in verschiedener Höhe von ihm ab, und so bleibt bisweilen offen, ob eine sehr tiefliegende „Verzweigung" oder die basale Verwachsung zweier Primordien vorliegt. Sicherer als am fertigen Kolben ist die Beurteilung der Einheit Blüte an Querschnittserien junger Stadien. Hier weist noch die leicht intrors gekrümmte Antherengestalt auf den Blütenmittelpunkt (Abb. 110/16), und die ursprüngliche räumliche Anordnung der Stamina ist noch nicht durch die Streckung der Infloreszenzachse stark verzerrt.

Als erster Kolben der Tabelle ist jene Schnittserie ausgewertet worden, von der Abb. 110—111 einen Ausschnitt wiedergibt. Um zu sehen, ob sich die

Tabelle 1.

Herkunft des Kolbens	Anzahl der ausgewert. Blüten		Zahl der Stamina je Blüte 1	2	3	4	5	6
1. *T. latifolia*, Heiligensee, Auswertung der Schnittserie einer jungen Infloreszenz (Abb. 11, 109—111); 4 Gruppen à 25 Blüten des 1. ♂ Partialkolbens	25	+	—	10	12	3	—	—
	25		2	6	9	6	2	—
	25		3	8	10	3	1	—
	25		1	11	9	4	—	—
	Σ 100		6	35	**40**	16	3	—
2. *T. latifolia*, Heiligensee, 2. ♂ Partialkolben	100		17	30	**36**	14	3	—
3. *T. latifolia*, Rudow, 1. ♂ Partialkolben	100		13	34	**37**	12	3	1
4. *T. latifolia*, Rudow, 1. ♂ Partialkolben	100		27	29	**30**	13	—	1
5. *T. latifolia*, Spandau, 1. ♂ Partialkolben	50	+	12	19	14	5	—	—
	50		7	21	14	7	—	1
	Σ 100		19	**40**	28	12	—	1
6. *T. latifolia*, Spandau, 1. ♂ Partialkolben	50	+	7	23	15	4	1	—
	50		9	25	11	3	2	—
	Σ 100		16	**48**	26	7	3	—
7. *T. shuttleworthii*, Bot. Garten/Berlin	50	+	10	21	14	3	2	—
	50		22	13	12	2	1	—
	Σ 100		32	**34**	26	5	3	—
8. *T. shuttleworthii*, Bot. Garten/Berlin	100		17	**50**	22	10	1	—
9. *T. laxmannii*, Bot. Garten/Berlin	100		38	**47**	13	1	1	—
10. *T. laxmannii*, Bot. Garten/Berlin	50	+	27	19	4	—	—	—
	50		29	12	7	2	—	—
	Σ 100		**56**	31	11	2	—	—
11. *T. angustifolia*, Heiligensee	100		16	**48**	25	8	3	—
12. *T. angustifolia*, Heiligensee	200		49	**131**	18	2	—	—
13. *T. cf. domingensis*, Bot. Garten/Berlin	100		18	**41**	31	9	—	1
14. *T. minima*, Apfeldorf/Lech	100		**89**	11	—	—	—	—
15. *T. minima*, Apfeldorf/Lech	100		**90**	10	—	—	—	—

Zahlenverhältnisse in der Länge eines Kolbeninternodiums ändern, wurden auch die Teilergebnisse von je 25 Blüten beim Durchmustern des Partialkolbens von oben bis etwa zur Mitte festgehalten: die Schwankungen scheinen rein zufällig zu sein. In einer entsprechenden Größenordnung liegen die Unterschiede zu einem blühreifen Kolben derselben Lokalität im Norden Berlins (Nr. 2) und zwei fast blühenden Kolben aus dem Süden Berlins (Nr. 3 und 4). Somit scheinen die älteren Kolben keine wesentliche Verfälschung gegenüber den gesicherteren Verhältnissen der jungen Kolben aufzuweisen und dürften daher für statistische Zwecke ebenso brauchbar sein.

Die theoretisch erwünschte Monokotylenzahl drei ist bei diesen vier Kolben in der Tat am häufigsten vertreten, jedoch gilt sie nur für etwa ein Drittel der Blüten. Die dimeren und in einem Fall auch die monomeren Blüten stehen den trimeren nur unwesentlich nach. Schon aus diesem Grunde erscheint es mir als fälschende Vereinfachung, wenn man die Trimerie als typisch für die männliche *Typha*-Blüte herausgreift. Typisch ist ja gerade das Streuen der Zahlen.

Zwei weitere Kolben von *T. latifolia*, diesmal aus dem Nordwesten Berlins (Nr. 5 und 6), stimmen untereinander und in ihren Teilergebnissen ganz gut überein, jedoch sind bei ihnen die dimeren Blüten in der Mehrzahl, und zwar mit einem größeren Vorsprung gegenüber den übrigen Staubblattzahlen, als ihn die ersten vier Kolben bei ihrer Trimerie aufweisen können.

Noch weniger typisch als für *T. latifolia* ist die Trimerie für die übrigen untersuchten *Typha*-Arten: an keinem der je zwei Kolben von *T. shuttleworthii*, *T. laxmannii*, *T. angustifolia* und *T. minima* gewinnt die Trimerie die Oberhand.

Für die Angabe einer bevorzugten Staminalzahl in der Gattung *Typha* käme demnach eher die Dimerie in Betracht, doch sollte besser darauf verzichtet werden, eine bestimmte Zahl als typisch herauszustellen.

Über die Stellung der Stamina geben nur die sehr jungen Stadien verläßliche Auskunft. Am blühenden Kolben ist die Basis der Träger spindelförmig in Richtung der Kolbenlängsachse ausgezogen (Abb. 113 ff.), und die Stamina scheinen meist serial hintereinander zu stehen. Am jungen Kolben zeigt sich, daß diese Stellung nur eine unter vielen anderen darstellt.

Mosaikartig liegen die Blütenhöcker mit ihren verschiedenen Staubblattzahlen nebeneinander (Abb. 33), und man kann in der Hauptsache nur die wenigsagende Feststellung treffen, daß Staubblattzahl und -stellung von der Höckergröße und -gestalt abhängen. Welchem Muster nun aber das unregelmäßige Mosaik seine Entstehung verdankt, bleibt eine offene Frage. Vielleicht darf man in der Unregelmäßigkeit letzte Anzeichen eines komplexen Infloreszenzbaus sehen. Wenn man *Sparganium* zum Vergleich heranzieht, so müßte jeder Partialkolben der *Typha*-Infloreszenz doppelt racemos gebaut sein. Aber es lassen sich keine brauchbaren Gruppierungen um irgendwelche Zentren beobachten, wie sie *Sparganium* wenigstens in ganz jungen Stadien noch erkennen läßt. An etwas älteren Stadien zeigt *Sparganium* dann ein sehr ähnlich unentwirrbares Bild von verschiedenzähligen Blüten wie *Typha*.

Die Ausgliederungsfolge der Stamina unterstreicht die Berechtigung zu diesem Vergleich. Bei beiden Gattungen kann sie mannigfaltig variiert werden. Besonders die trimeren Blüten liefern ein schönes Beispiel für verschiedene Möglichkeiten. Die drei Staminalhöcker zeigen meist die gleiche Größe, entstehen offenbar gleichzeitig und sind etwa äquidistant angeordnet (Abb. 33 bei *Typha latifolia*, Abb. 28 in U. Müller-Doblies (1969) bei *Sparganium erectum*). Bei *Typha* beeinflußt noch das Streckungswachstum der Infloreszenzachse die

Höckergestalt: alle Blütenprimordien sind passiv etwas mitgestreckt worden. — An von vornherein länglichen Blütenprimordien entstehen die drei Stamina in einer Reihe nebeneinander (Blüten z der genannten Abbildungen von *Typha* und *Sparganium*); der Blütenscheitel wird dabei vom mittleren Stamen aufgebraucht. — Als dritter Modus kann eine wiederholte Zweiteilung des Blütenhöckers zur Trimerie führen (T-Typ): von zwei ungleichen Höckern (die Blüten w bei *Typha*) teilt sich der größere noch einmal (bei *Sparganium* l. c. Abb. 28 y, bei *Typha* Blüten x und y, sowie auch die beiden untersten Blüten von Abb. 55 bei Goebel 1882 a, der diese Variabilität der trimeren Blüten schon für *Typha* beschreibt). An den fertilen *Typha*-Blüten manifestiert sich diese Entstehungsweise in einer unterschiedlichen Insertionshöhe der Filamente am Träger (Abb. 114—116). Nicht selten sitzen auch zwei Antheren ohne Vermittlung eines freien Filamentabschnitts unmittelbar auf dem Träger und deuten damit auf eine spätere Teilung des Primordiums. Und schließlich gibt es — bei beiden Gattungen ebenfalls nicht selten — verwachsene Antheren in gleitender Reihe von geringer basaler Verwachsung bis zur alleinigen Trennung der Konnektivspitzen, von fast vollständiger Ausbildung aller vier Theken bis zur völligen Reduktion der beiden mittleren (Abb. 120, 125—138; für ebenso richtig halte ich es, von unvollkommener Spaltung zu sprechen).

Bei Tetramerie können die vier Staminalhöcker ein regelmäßiges Quadrat bilden (Goebel 1882 a, Abb. 55; angenähert bei Blüte v in Abb. 33). Häufiger ist jedoch eine dekussierte Stellung (Abb. 33 u und 111 F); der mittlere Höcker der serialen trimeren Blüte Abb. 33 z ist gleichsam in zwei Stamina aufgeteilt worden.

An der fertilen Blüte ist dieser Typ oft noch deutlich zu erkennen (Abb. 123). In anderen Fällen gliedert sich nur ein Stamen früher aus, und die übrigen drei erscheinen auf einer Höhe (Abb. 122). Theoretisch hochinteressant ist der Typ von Abb. 124, der mir mehrfach begegnete. Der Träger gabelt (richtig telomtheoretisch) zweimal regelmäßig dichotom auf. Die paarweise Zusammengehörigkeit ist sogar noch in der Trägerbasis an Hand der Leitbündel nachweisbar.

Diese dichotome Gestaltung erlaubt eine wichtige Aussage über die Organisation des Blütenprimordiums. In allen vorher genannten Typen lassen sich die Stamina als simultane oder sukzessive (zyklische oder azyklische) Ausgliederungen eines Primordiums interpretieren; der Primordialscheitel bleibt offen oder wird von einer Anthere verbraucht (z. B. Abb. 33 v bzw. z). Diese Deutung ist bei dem doppelt dichotomen Träger nicht möglich. Wenn sonst sukzessive gegliedert wird, z. B. beim 3. Typ (T-Typ) der Trimerie oder beim dekussierten Typ der Tetramerie, führt der erste Gliederungsschritt zu ungleichen Höckern, die als Einzelstaubblatthöcker und Resthöcker des Primordiums interpretiert werden können. Im Falle der doppelt dichotomen Aufgliederung hingegen zeigt sich, daß die beim ersten Gliederungsschritt entstehenden Höcker auch gleichwertig teilungsfähig sein können.

Unter der Voraussetzung, daß der Haupthöcker in der Tat ein Blütenprimordium ist, muß bei der doppelt dichotomen Struktur Staubblattspaltung, Dédoublement, vorliegen, und entsprechend muß man feststellen, daß es sich bei dem noch teilungsfähigen Höcker im T-Typ der Trimerie und im dekussierten Typ der Tetramerie ebensogut um eine teilungsfähige Staubblattanlage wie um einen Resthöcker des Blütenscheitels handeln kann.

Läßt sich diese Frage entscheiden? Einigermaßen zwingend wohl kaum. Man kann höchstens auf weitere Fälle von Dédoublement verweisen: zum Beispiel das Blütenprimordium s in Abb. 33 gelangt zur Tetramerie, indem von drei linear angeordneten sekundären Höckern ein seitlicher — also gewiß nicht der Blütenscheitel — eine weitere Teilung vornimmt. Unter den vollentwickelten pentameren Blüten muß man bei der Gliederung in 2 + 3 Stamina (Abb. 119) auf Dédoublement schließen. Der zuerst ausgegliederte Staminalhöcker hat sich zweigeteilt. Wenn man somit feststellen kann, daß die Spaltung von eindeutig peripheren Sekundärhöckern keine Ausnahme darstellt, so wird einem immer unbehaglicher, bei einem nicht eindeutig peripheren teilungsfähigen Sekundärhöcker nur deshalb von einem Blütenscheitel zu sprechen, weil er nach seiner Lage ein Blütenscheitel s e i n k ö n n t e. Angemessener erscheint mir eine Beschreibung, die den Terminus Scheitel bei einer Staminalgruppe von *Typha* nur topographisch für das Zentrum des Primärhöckers verwendet, aber nicht für einen Sekundärhöcker, der ± zentral liegt. Wie die Mannigfaltigkeit in Zahl und Stellung der Stamina zeigt, gibt es einen organisierenden Blütenscheitel nur noch in Andeutungen (Introrsität). Eine Beschreibung wie etwa: „Das Primordium wird in eine wechselnde Zahl von Höckern aufgegliedert" wird den Verhältnissen wohl besser gerecht als die etwas zuviel sagende Darstellung: „Das Primordium gliedert eine wechselnde Zahl von Höckern aus, wobei sein Scheitel offen bleiben oder verbraucht werden kann." In beiden Fällen kann jeder entstandene Höcker direkt zum Stamen werden oder weiter aufgespalten werden.

Wenn man indes zur Pseudanthien-Theorie greift, wird die Aufteilung der sekundären Höcker verständlich, ohne daß man unbedingt den Begriff des Dédoublement zu bemühen braucht: Statt monomerer Blüten mit einem einzigen terminalen Staubblatt entstehen bisweilen als Rückschlag dimere Blüten, und zwar je nach der Höckergröße mit zwei mehr oder weniger vollständigen Stamina (weniger offenkundig bleibt es dennoch ein Dédoublement). In einem eigenen Abschnitt werde ich noch auf die Pseudanthien-Theorie eingehen.

An Primordialhöckern fand ich im Höchstfall sechs Staubblatthöcker, und zwar in einem Oval angeordnet *(T. latifolia)*. Wenn am fertigen Kolben sieben oder wie in einem bei *T. angustifolia* beobachteten Fall acht Stamina auf einem gemeinsamen Träger sitzen, so liegt wohl zumeist eine Verwachsung mehrerer Primordien vor. Die achtzählige „Blüte" jedenfalls ließ eine trimere Blüte und 1—2 weitere undeutliche Gruppen erkennen, die aber recht weit hinauf verwachsen waren.

Perigon. Die Stellung der männlichen Perigonhaare ist am blühreifen Kolben hoffnungslos unregelmäßig und macht so das Urteil jener Autoren verständlich, die diesen Haargebilden jegliche Beziehung zu den Blüten absprechen (Richard 1833: 194, Eichler 1875: 112 „keine ... deutliche Beziehung", Goebel 1882 a: 406, Dietz 1887: 13, Engler 1887 b: 185). Rohrbach (1870 a: 69) stellt zwar fest, daß sich „in den ersten Jugendzuständen eine gewisse regelmässige Stellung um die einzelnen Blüthenanlagen herum an ihnen nicht verkennen läßt", schließt sich aber doch dem Urteil von Richard an. Dietz bestätigt eine „scheinbare Regelmäßigkeit" in frühen Stadien, daß nämlich „um einen [Blüten-]Höcker herum 4—6 Höckerchen zu sehen sind, wobei aber die Nachbarhöcker leer ausgehen". In seiner Verneinung einer regelmäßigen Stellung der Trichomhöcker geht er sogar so weit, zu sagen: „Das einzig sichere Charakteristische in ihrem Auftreten ist das Bestreben, allen noch freien Raum einzunehmen."

Das „einzig Sichere" trifft jedoch für die Verhältnisse am jungen Infloreszenzboden nicht zu: Wie der Kolbenlängsschnitt Abb. 109 zeigt, entstehen die Perigonhaare nicht etwa in der Mitte zwischen zwei Staminalhöckern. Tragblattartig stehen sie eng an der Basis der Höcker und haben hinter sich oft eine Strecke freien Infloreszenzbodens, ehe der nächste Höcker kommt. Nur eine verschwindend kleine Zahl von Haargebilden läßt sich nicht eindeutig bestimmten Blütenhöckern zuordnen. (Vgl. auch *Sparganium* p. 481. Bei *Typha* darf man allerdings nicht die Spitze der Infloreszenz untersuchen. Die größeren Abstände zwischen den Primordien verlocken zwar zur Analyse, doch deuten die häufigen Bildungsabweichungen in diesem Bereich an, daß man mit stärkeren Störungen rechnen muß. Es ist zu vermuten, daß Goebels Abb. 55 [1882 a] aus dieser Spitzenzone stammt, aus der auch ich nur ± hoffnungslos unregelmäßige Anordnungen kenne.)

Die genauen Stellungsverhältnisse sind nur durch eine eingehende Analyse von Blütenquerschnittserien auszumachen. Die Abbildungen 110/1 bis 16 (fehlende Nummern = ausgelassene Schnitte à 8 μ) geben einen Ausschnitt aus Tangentialschnitten der Schmalseite eines männlichen Kolbens wieder. Nach oben ist die Kolbenspitze zu denken, die seitlichen Blüten sind schon etwas schräg getroffen und ließen sich nicht mehr sicher genug auswerten. Die Zugehörigkeit der Perigonhaare zu bestimmten Blüten wurde aus den Verhältnissen am Infloreszenzboden abgelesen und durch Striche eingetragen.

Die obersten Schnitte (Abb. 110/16) zeigen die leicht introrse Krümmung der Antheren und lassen ahnen, welche Stamina zu einer Blüte gehören (jeweilige Staubblattzahl im Blütenzentrum eingetragen). Nur vereinzelte Perigonhaare reichen schon bis in diese Höhe. Weiter unten vereinigen sich die noch kaum abgesetzten Filamente zu den Antherenträgern, und die Zahl der Haargebilde nimmt erheblich zu (Abb. 110/11). Hier kann man in der Tat das Bestreben herauslesen, „allen noch freien Raum einzunehmen". Eine Zuordnung der Perigonhaare zu bestimmten Blüten ist hier noch unmöglich. Erst dicht

über dem Infloreszenzboden wird es interessant. Jeder Schnitt bringt Neues. Ab Abb. 110/4 findet man in jedem Schnitt mehrere Vereinigungen von Perigonhaaren (im vorangehenden Schnitt jeweils mit einem schwarzen Winkel markiert), oder richtiger gesagt Gabelungen. Der gemeinsame Basalabschnitt der langen Haarzipfel ist in der Regel recht kurz: meist verschmilzt er schon ein bis drei Schnitte weiter (8—24 μ) mit der Basis eines Trägers (schwarze Pfeilspitzen). Auch manche Zipfel sind sehr kurz: der in Schnitt 110/4 neu erschienene Zipfel z verliert schon im nächsten Schnitt seine Selbständigkeit, der Zipfel x in Abb. 110/7 vereint sich vier Schnitte weiter mit y. Bemerkenswert ist, wie weit die beiden Zipfel x und y voneinander entfernt sind: man würde beim Betrachten dieses Schnittes nie vermuten, daß diese beiden Haargebilde ausgerechnet zu dem links über ihnen liegenden Einzelstamen gehören.

Das Geschehen der Schnitte Abb. 110/1—16 ist in Abb. 111 schematisch zusammengefaßt. In den vergrößerten Schnitt Abb. 110/6 wurden zur besseren Orientierung die Leitbündelanlagen und die ungefähren Grenzen der Stamina, wie sie etwa Abb. 110/11 erkennen läßt, eingetragen. Die Gruppe CD aus fünf Stamina ist offenbar durch die basale Vereinigung von zwei Blütenhöckern entstanden, wie die Orientierung der Antheren um zwei Zentren in Abb. 110/16 und 110/11 zeigt. Zusammengehöriges konnte in Abb. 111 differenzierter durch Striche verbunden werden als in Abb. 110. So läßt sich ablesen, welche „Haare" durch eine gemeinsame Basis zu einem Gebilde vereint sind und wie viele derartig zusammengesetzte Gebilde oder einfache Perigonhaare zu einem bestimmten Staubblatt gehören.

Am häufigsten findet sich der Fall, daß zu einem Staubblatt nur ein Haargebilde gehört, und zwar unter den Stamina der 7 ganz ausgewerteten Blüten etwa ebenso oft ein gegabeltes wie ein einfaches (5 bzw. 6 von 17 Stamina, wie die Tabelle bei Abb. 111 zeigt).

Wie sind nun die Fälle von Staubblättern zu verstehen, die mehr als ein Haargebilde hinter sich haben? Für das gelegentliche Vorkommen von Blütentragblättern gibt es keinen Hinweis. Zwei superponiert zueinander in den Infloreszenzboden einziehende Haargebilde, wie sie bei Anwesenheit von Tragblättern und Tepalen wenigstens bisweilen zu erwarten sind, wurden nie beobachtet. An Kolbenlängsschnitten kann zwar Superposition vorgetäuscht werden, doch zeigte die genaue Analyse der Serie, daß das fragliche Haargebilde in solchen Fällen zu Blüten vor und hinter der Schnittebene gehörte. Bisweilen werden sämtliche Haargebilde des männlichen Infloreszenzabschnitts als Tragblätter bezeichnet, in letzter Zeit von Briggs & Johnson (1968: 64) und Ganguly (1959 b: 36). Eine Deutung als Perigon wird dabei gar nicht erwogen, und Ganguly geht auch nicht darauf ein, warum z. B. in ihrem Blütenlängsschnitt Abb. 89 je ein „Tragblatt" links und rechts der beiden getroffenen Stamina steht. Somit erscheint ihre Deutung auch für die von ihr untersuchte *T. angustata* (= *T. domingensis* s. l.) nicht begründet, und die Frage der Haar-

gebilde darf also enger gefaßt werden: Wie viele Tepalen sind in welcher Stellung angeordnet?

In Anbetracht der Spaltungsfreudigkeit der Haargebilde, der Hochblätter an den subfloralen Achselknospen und der Hochblätter am Ende der Infloreszenzachse ist es sehr unwahrscheinlich, daß ebenso viele Tepalen vorliegen, wie Haargebilde mit getrennter Basis am Grunde des Trägers in den Infloreszenzboden einziehen. Darf man nun im anderen Extrem annehmen, daß alle Haargebilde im Rücken eines Stamens (z. B. unter der Blüte G in Abb. 111) zusammen nur ein Phyllom bilden?

Die enge Nachbarschaft der nächsten Staminalhöcker erlaubt den Perigonhaaren zwar nicht die völlig freie Wahl des Ortes, doch ist die Tendenz zur Stellung an der medianen Rückenlinie des Stamens erkennbar. Bei den Blüten C, D und F ist diese Superposition verwirklicht. Das Haar T scheint zwar auf den ersten Blick mit zwei Staubblättern zu alternieren, doch wenn man beachtet, daß diese beiden Staubblätter zu verschiedenen Blüten gehören, ist es nur wenig aus der Mediane seines Staubblattes (in das es auch basal einmündet) abgedrängt. Bei den Blüten A, B und G läßt sich die abweichende Stellung einiger Perigonhaare plausibel durch Abdrängung aus Platzmangel erklären.

Die Stellungsverhältnisse deuten also auf eine recht enge Beziehung zwischen dem Staubblatt und seinen rückenständigen Haargebilden und damit auf das Phänomen der Blattpaarung. Zur Zeit des Entstehens dieser Bindung hat wohl bei der Ahnenform Superposition von Staubblättern und Tepalen vorgelegen, und so darf man aus dieser Sicht annehmen, daß ursprünglich ein einheitliches Phyllom hinter dem Stamen vorgelegen hat. Dieses ist heute zumeist auf ein einfaches oder gegabeltes Haar reduziert, nur bisweilen säumt es — in mehrere Haargebilde aufgelöst — noch fast den ganzen Rücken des Stamens, wie beim oberen Stamen der Blüte A und beim unteren der Blüte G.

Als Bestätigung mag dienen, daß für *Sparganium* Blattpaarung sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte (U. Müller-Doblies 1969: 379—380).

b) Blüte oder Pseudanthium?

Nachdem nun für die männliche Blüte wahrscheinlich gemacht wurde, daß sie aus einer wechselnden Zahl von Staubblättern mit je einem superponierten (oft zerschlitzten) Perigonblatt besteht, muß noch erwogen werden, ob nicht statt einer Blüte ein Blütenzweig, ein Pseudanthium vorliegen könnte. Für diese Möglichkeit spricht mancherlei: die Superposition des Perigonblattes bzw. Tragblattes, die wechselnde Zahl der Stamina, das Abzweigen vom Antherenträger in verschiedener Höhe und nicht zuletzt das Vorliegen einer vergleichbaren Organisation im weiblichen Kolben. Die Ramuli haben vergleichbare Dimensionen, „monomere" Blüten und wenigstens bei einem Teil der Arten Blütentragblätter. Andererseits zeigt gerade ein Vergleich mit den Ramuli, wie weit die Staminalgruppen von der Organisation einer deutlichen Infloreszenz entfernt sind.

Ein Unterschied, der zwar in keiner Weise gegen die Pseudanthien-Hypothese spricht, aber immerhin zeigt, daß Ramuli und Staminalgruppen in ihrer Organisation nicht völlig vergleichbar sind, liegt in der Orientierung der Blüten: die ganz jungen Antheren weisen durch ihre leicht introrse Krümmung auf den Mittelpunkt ihrer Abstammungsachse, während die Karpellorientierung beliebig wechselt.

Tiefgreifender sind die Unterschiede in der Nervatur und in der Stellung der Tragblätter. Bei den Ramuli gibt es ein zentrales Gefäßbündel, von dem die Bündel der mittleren und oberen Blüten sukzessive abzweigen, bei den Staminalgruppen hingegen verlaufen die Bündel der Stamina getrennt nebeneinander im Träger und ziehen getrennt in die Infloreszenzachse ein. Ein entsprechendes Verhalten zeigen die Tragblätter. Wenn auch jene der weiblichen Blüten mehr oder weniger ausgeprägt basal verschoben sind (wie ja auch das Auszweigen der Blütenbündel erheblich tiefer erfolgt als das Abzweigen der Blüten, Konkauleszenz), so sitzen doch die Tragblätter der mittleren und oberen Blüten an den Ramuli selbst, und zwar dispergiert über deren ganze Länge. Die Haargebilde der Staminalgruppen jedoch, als Tragblätter der mutmaßlichen monomeren Blüten gedeutet, sitzen alle in einem Kreise an der Basis des Trägers.

Außerdem kann bei den Trägern gar nicht von eigentlicher Verzweigung die Rede sein. Bei den Ramuli gliedert ein deutlicher Vegetationspunkt in unregelmäßiger, aber erkennbar schraubiger Stellung perigonbegabte Seitenblüten (gegebenenfalls mit Tragblatt) aus. Im männlichen Bereich dagegen wird der Primordialhöcker in der Mehrzahl der Fälle simultan in Stamina aufgegliedert, und in den übrigen Fällen ist ein einigermaßen sicher ansprechbarer Achsenscheitel gar nicht vorhanden, sondern einer oder mehrere der sekundären Staminalhöcker erfahren eine weitere Aufgliederung (s. o. S. 486). Es gibt somit keine Hinweise für eine Achsennatur des Trägers, sondern nur solche, die für verwachsene Filamente sprechen.

Während also die Infloreszenzstruktur der Ramuli keinen Zweifel aufkommen läßt, gibt es für die Infloreszenznatur der Staminalgruppen nur genauso viele oder wenige Anzeichen wie für die Pseudanthien-Theorie obhaplostemoner Angiospermenblüten. Es liegt daher aus dieser Sicht keine Veranlassung vor, die Staminalgruppen von *Typha* anders zu interpretieren als die Angiospermenblüten überhaupt.

Ein Seitenblick auf *Sparganium* jedoch weckt neue Zweifel. Im Laufe der Verarmung der Doppelköpfchen an der Hauptachse oder den Seitenzweigen werden erst die Partialinfloreszenzen der Doppelköpfchen zu blütenartigen Strukturen reduziert, dann gehen die Doppelköpfchen selbst den gleichen Weg, und schließlich können die obersten drei Doppelköpfchen zusammen eine einzige, eine terminale Blüte vortäuschen (U. Müller-Doblies 1969: 389 u. Abb. 35/2). Morphologische Kriterien kann man zur Unterscheidung von Blüten und Pseudanthien nicht heranziehen, da es keine durchgreifenden gestalt-

lichen Unterschiede gibt. Nur die Stellung im Verzweigungssystem erlaubt die Entscheidung, und diese Stellung läßt sich nur an bestimmten frühen Stadien ermitteln.

Bei *Typha* gelang diese Ermittlung nicht, und so muß offen bleiben, ob bei einem Teil der Staminalgruppen ursprünglich Pseudanthien vorliegen, was besonders für jene Gruppen plausibel ist, bei denen ein peripherer Staubblatthöcker zwei Stamina ergibt (dimere Blüten statt Dédoublement eines Staubblatts). Doch für eine Unterscheidung von Blüten und Pseudanthien ist dieses Ausgliederungsverhalten nicht ausreichend. Nach der jetzigen Kenntnis der Dinge könnte man sagen, daß die Infloreszenzstruktur von *Typha* im männlichen Bereich so stark abgeleitet ist, daß die Pflanze selbst nicht mehr zwischen Blüten und Pseudanthien unterscheiden kann.

4. Die weibliche Typha-Blüte

a) Zahl und Stellung der Organe

Im Vergleich mit der männlichen Blüte ist die weibliche in ihrer allgemeinen Organisation geradezu unproblematisch. Die normale Blüte läßt nur ein Karpell[13] erkennen, das sich nach den Untersuchungen von Döll (1857: 444), Eichler (1875: 112) und Dietz (1887: 20) in adaxialer Stellung befinden soll. Wie jedoch der Ramulus Abb. 26 mit seinem Diagramm, die Querschnitte Abb. 28 und 29 und der Längsschnitt Abb. 27 mit einem rechten adaxialen und einem linken angenähert abaxialen Karpellprimordium zeigen[14], kann jede beliebige Stellung zum Ramulus-Scheitel und somit zum ideellen Blütenscheitel eingenommen werden. Diese wechselnde Orientierung gilt für beide Ausbildungsformen des Gynoeceums gleichermaßen, für Pistille und Pistillodien. Sie läßt sich am leichtesten an den Ramuli etwas vor der Anthese, also an noch ungestielten Entwicklungsstadien von Pistillodien beobachten und wurde an allen einschlägig untersuchten Arten, *T. latifolia, T. laxmannii, T. angustifolia* und *T. minima* festgestellt. Diese Variabilität in der Orientierung steht in schöner Übereinstimmung mit jener der Pistille von *Sparganium erectum* und *S. simplex* (U. Müller-Doblies 1969: 368). Allerdings scheint *T. latifolia* die abaxiale Stellung zu bevorzugen.

Die Stellung der (Perigon-)Haare an der weiblichen Blüte soll nach Dietz (1887: 17) „regellos" sein, und Engler (1887 a: 157) bezeichnet sie eindringlicher als „völlig regellos". Doch wie Čelakovský (1891: 227) bemerkt, ist die Regellosigkeit „wohl nicht so arg". Schon Englers Beschreibung selbst

[13] Entsprechend benutze ich bei der Pistillbeschreibung wie bei einem Einzelkarpell dorsal für die Narbenseite und ventral für die Seite mit der Samenanlage. Auf die Frage der Pseudomonomerie gehe ich weiter unten ein.

[14] Die gleiche Stellung zeigen zufällig die zwei fertilen Pistille am schematischen Ramulus bei Dietz 1887, Tab. I, Fig. 14. Wenn Dietz p. 20 ausdrücklich Eichlers Angaben als richtig bestätigt, so hat er sich mehr an Eichlers Diagramm als an seine eigene Abbildung gehalten.

weist in diese Richtung: „wenn bei der Fruchtreife die Blütenaxe sich streckt, dann findet man nicht selten mehrere Quirle von Haaren an der langgestreckten Blütenaxe, dazwischen aber auch einzelne Haare". Und seine Abbildung einer reifen Frucht von *T. latifolia* in den Natürlichen Pflanzenfamilien (idem im Syllabus) deutet sogar in extremem Gegensatz zu „völlig regellos" vier so schöne Etagen an, wie ich sie bisher noch nicht gesehen habe.

Die charakteristische akropetale Ausgliederungsfolge der Perigonhaare ist bei der jungen Blüte Abb. 174 wohl gerade abgeschlossen. Der Blütenscheitel mit seiner leichten Delle läßt schon die Anfänge der Ringwallbildung für das Karpell erkennen. Da es sich um *T. latifolia* und zwar um eine Blüte von der Kolbenspindel handelt, ist das Perigon besonders reich ausgebildet: auf jeder Seite der Blüte gibt es vier Anlagen übereinander. Es ist schon erkennbar, daß die Etagen nicht ganz ideal ausfallen werden.

Von der Anordnung der Haare in einer Etage vermittelt die Aufsicht auf die Basis einer jungen Blüte einen Eindruck (Abb. 106). Zwischen den Haaren der untersten Etage wird ein Stückchen Blütenachse und die zweite Etage sichtbar. An der Basis sind die Haargebilde etwas breiter und berühren einander seitlich. Es wird nicht ganz scharf die gleiche Insertionshöhe eingehalten, und so haben manchmal mehrere Haare einen sehr kurzen gemeinsamen Sockel. Die Zellgröße der Haare nimmt akropetal rasch zu und der Plasmareichtum nimmt entsprechend ab, wodurch ein Hinweis auf blattartig basal-interkalares Wachstum gegeben ist. Rechts in der Abbildung eine verkümmerte Haaranlage (TR).

Der gemeinsame Sockel mehrerer Perigonhaare wird auf Querschnitten deutlicher (Abb. 107): mehrere Haare trennen sich vereint von der Blütenachse, ehe sie nur wenige Schnitte später selbständig werden. Im Vergleich mit den Proportionen der Blütenachse fällt es auf solchen Querschnitten eigentlich recht schwer, sich die Perigonhaare als „bloße Pubescenz" (Eichler 1875: 112) vorzustellen.

Abgesehen von einer kleinen (nur zufällig abaxialen) Lücke (Abb. 107/2 Doppelpfeil) liegt ein geschlossener Saum von Perigonhaaren vor. Da es sich um die oberste fertile Blüte eines Ramulus handelt, sind es nur neun Haare. Die zweite Perigonetage dieser Blüte besteht aus acht, die dritte wieder aus neun Haaren, wobei nur der Haarsaum der zweiten Etage eine größere schräg abaxiale Lücke aufweist. Die Pistillodien besitzen im Durchschnitt noch weniger Perigonhaare, und bei den obersten Blütenrudimenten bewegt sich die Anzahl nur noch in der Größenordnung normaler Monokotylenperigone (Abb. 30).

Angaben über die Zahl der Haare je Blüte macht fast nur Kronfeld. Für *T. shuttleworthii* und *T. orientalis* nennt er 1889 c: 129 „gegen 30", „die übrigen Arten haben an 50". In den Diagnosen von *T. elephantina* und *T. martinii* allerdings gibt er auch für diese Arten gegen 30 an. Bei einigen orientierenden Zählungen an *T. latifolia* und *T. angustifolia*, für die er in den Diagnosen ausdrücklich ad 50 nennt, brachte ich es jedoch trotz aller wegen der

Brüchigkeit angewandten Sorgfalt nur selten auf über 40 bei *T. latifolia*. Meist waren es bei dieser Art zwischen 30 und 40, bei *T. angustifolia* um 30. Bei *T. shuttleworthii* zählte ich meist sogar nur 15 bis 20 Haare in zwei Etagen, die selten mehr als den untersten mm des Fruchtstiels (oft erheblich weniger) besetzten. Nur einzelne Haare gingen höher im Unterschied zu *T. latifolia*, wo meist mehrere Haare zerstreut bis zur Fruchtstielmitte gehen (aber nie bis oben, wie es manchmal abgebildet wird, z. B. bei Pool 1941).

Für eine Untersuchung, wie viele Phyllome ursprünglich in einen zerschlissenen Perigonwirtel eingehen, gibt es keinen Anhaltspunkt. Aber die Zahl der Perigonwirtel selbst ist noch eine kurze Betrachtung wert. Čelakovský (1891: 226) verweist auf die Möglichkeit einer serialen Vermehrung der Glieder wie beim Haarperigon von *Eriophorum* oder dem Pappus der Asteraceae. Für *Typha* scheint dieser Hinweis fast überflüssig. Wie bei der *Sparganium*-Blüte das Perigon 2 bis 3 Kreise bilden kann, liegen auch bei *Typha* überwiegend 2 bis 3 Haarwirtel vor. Diese Übereinstimmung ist besonders eindrucksvoll, wenn man sie der männlichen Blüte beider Gattungen gegenüberstellt, wo jeweils nur ein Perigonkreis vorliegt.

b) Zur Histogenese der weiblichen *Typha*-Blüte

Wie schon angedeutet, ist die Orientierung des Karpells zum Blütenscheitel eine rein gedachte Beziehung. Ontogenetisch wird der Blütenscheitel selbst zum (pseudo-)terminalen Karpell. Eine Entwicklungsserie von *Typha angustifolia* möge dies veranschaulichen. Die Blütenprimordien der Abb. 156 bis 168 werden nur Pistillodien entwickeln, doch bestehen in den frühen Stadien lediglich geringe quantitative Unterschiede zu fertilen Pistillen: Der morphologisch sehr gut anschließende Fruchtknoten Abb. 169 besitzt eine normale Narbe und ist sprunghaft etwas älter als die Pistillodien desselben Kolbens (Abb. 156—169 stammen aus einem Kolben), ist also auf dem Weg, eine normale Blüte zu werden. Etwas größer ist zwar der quantitative Unterschied, wenn man die Blüten eines jungen Kolbens, die unmittelbar auf der Kolbenspindel zu sitzen scheinen (Abb. 170, 172—174), einem Pistillodium vom Ramulus eines blühenden Kolbens gegenüberstellt (Abb. 171, alles *T. latifolia*). Dennoch berechtigt die übereinstimmende Organisation (s. u. S. 498), die Blütenentwicklung an Hand von Pistillodien zu untersuchen.

In Abb. 156 liegen gute Stadien für die obersten Blütenausgliederungen vor, jedoch ist der Scheitel des Ramulus (RamAp) nicht ganz median getroffen. So beweist das Bild nicht ganz überzeugend, daß sich das Subdermatogen des Scheitels an der ganzen rechten Flanke des Ramulus einmal periklin aufgeteilt hat; die entstandene äußere Schicht wird im folgenden Subepidermis genannt. Etwa gleichzeitig mit der Ausgliederung des jüngsten, rechts vom Scheitel gelegenen, Blütenprimordiums (FlAp) wird sein Tragblatt (Br) angelegt: zwei Epidermiszellen haben sich stärker vorgewölbt, und die untere hat eine erste, schräg perikline Wand eingezogen (x_1). Auch die Subepidermis zeigt durch eine

perikline Wand ihre Tendenz zur Beteiligung an der Blattbildung, was allerdings höchstens zur leichten Vorwölbung einer Zelle in die Blattbasis führen wird (y). Das Tragblatt der linken Blüte ist nur an seiner Basis tangential getroffen worden, wo die nicht rein antikline Wand x_2 die Ausgliederung andeutet. In der rechten Blütenanlage schicken sich drei subepidermale Zellen an, die Epidermis aufzuwölben. Die ältere Blütenanlage links zeigt zwei Zellschichten, die eine wenigzellige zentrale Zellgruppe umgeben. Die Subepidermis ist nur in wenigen apikalen Zellen so plasmareich wie die Epidermiszellen in einer größeren Kappe (punktiert). Die subepidermalen Flanken des Scheitels sind dagegen schon etwas vakuolisiert und lassen dadurch die wieder plasmareichere zentrale Zellgruppe deutlich hervortreten. Offenkundig geht letztere auf eine einzige Zelle zurück, und sehr wahrscheinlich kann man sie noch mit den drei basal anschließenden helleren Zellen zu einer zellgenetischen Einheit (zz) zusammenfassen. Diese entspräche in ihrer Lage der Zelle z des jüngeren Blütenprimordiums rechts und der schon geteilten Zelle z_1 des Zwischenstadiums in Abb. 157. Beim linken Primordium der Abb. 156 zeigt eine andere optische Ebene weitere, allerdings plasmaärmere, zentrale Zellen. Diese lassen sich als zweite zellgenetische Einheit verstehen und dürften nach dem Muster der Zelle z_2 in Abb. 157 entstanden sein. In Abb. 159 und 160 ist die Überlagerung solcher zentralen Zellstränge durch Punktierung der unteren optischen Ebene ausgedrückt.

Die Blütenprimordien der Abb. 158 und 159 sind ein klein wenig jünger als das linke der Abb. 156 und lassen im Prinzip den gleichen Aufbau erkennen: zwei Schichten umgeben wenige zentrale Zellen; doch ist die zweite Schicht stellenweise an den Flanken schon periklin aufgeteilt.

Am etwas älteren Blütenprimordium Abb. 160 wird gerade der erste Wirtel von Perigonhaaren ausgegliedert. Die perikline Aufteilung der zweiten Schicht verschont nur einen kleinen apikalen Bereich sowie einige Zellen über der rechten Perigonanlage (T). Die voraneilende Teilung der Zelle y_2 dürfte mit der Ausgliederung des nächsten Perigonwirtels zusammenhängen (cf. Zelle y_2 in Abb. 161). Das Tragblatt mit deutlich basal-interkalarem Wachstum überragt erheblich seine junge Blüte.

In Abb. 161 wird der zweite Perigonkreis ausgegliedert; rechts stehen die Perigonhaare annähernd superponiert, links alternierend.

Beim Blütenprimordium der Abb. 163 sind, wie bei *T. angustifolia* üblich, drei Wirtel von Perigonhaaren angelegt worden, und der Blütenscheitel ist zur Karpellausgliederung übergegangen. Deutlich sind noch die ehemaligen subepidermalen Apikalzellen zu erkennen, die nun durch mehrfache perikline Teilungen den Ringwall aufwölben. In die Karpellwand ziehen dorsal und ventral je zwei Zellzüge ein, überkleidet von der Epidermis. Auch in den anschließenden älteren Stadien der Abb. 164—166 sind es überwiegend zwei innere Zellstränge; abweichend ziehen in die ventrale Karpellwand Abb. 165 nur die Abkömmlinge einer subepidermalen Zelle ein, während sich in der

Dorsalwand des etwas schräg medianen Schnittes Abb. 166 drei innere Zellzüge finden. Aus der räumlichen Anordnung der subepidermalen Zellen am Blütenscheitel läßt sich diese Variabilität unschwer verstehen: es liegen ja keine konzentrischen Zellkreise vor, die als geschlossene Schichten in den Ringwall einziehen könnten. Solche Schichten, eine obere (= innere) Mesophyllschicht unter der Epidermis der Karpellhöhle und eine untere (= äußere) Mesophyllschicht, müssen sich ja erst herausbilden. Entsprechend gerät man bei nicht ganz senkrechten Median- bis Transversalschnitten schnell in andere Zellzüge und kann selten bestimmte Züge über lange Strecken verfolgen (cf. die Dorsalwände der Abb. 165 und 166, sowie Abb. 169).

Was schon Abb. 164 für die Dorsalwand zeigt, belegt das ältere Stadium der Abb. 166 für die Ventralwand: Beim weiteren Wachstum der Karpellränder ist die untere Mesophyllschicht gegenüber der oberen gefördert (Ausnahmen von dieser Regel scheinen allerdings nicht besonders selten zu sein, cf. Abb. 165).

In Abb. 167 ist die Ventralwand gerade etwas höher als dick. Die obere Mesophyllschicht ist deutlich zurückgeblieben und beginnt mit der Ausgliederung der Samenanlage: in den beiden vorletzten Zellen finden perikline Teilungen statt. In Abb. 168 nimmt auch die ehemalige Spitzenzelle (umrandet) durch eine perikline Wand am Aufbau der Samenanlage teil; durch eine folgende antikline Wand in der rechten Tochterzelle ist dann eine neue Spitzenzelle regeneriert worden, die vermutlich noch etwas die Karpellwand oberhalb der Samenanlage aufbauen helfen wird, wie es die auskeilende obere Mesophyllschicht in Abb. 169 tut.

Was die Zahl der Mesophyllschichten betrifft, so liegen in der Ventralwand der Abb. 167 deren zwei vor, und nur durch die nicht ganz senkrechte Schnittführung gerät man an der Ringwallbasis in eine Ebene mit drei Zellsträngen. In Abb. 168 hingegen zieht ein dritter Zellstrang im Bogen in die Samenanlage ein, ganz so wie sich bei der Samenanlage von *Sparganium* in Abb. 175 die Mesophyllschichten 1 und 2 verhalten. Ob diese Tendenz zu mehr Binnenschichten allgemein für die unteren Blüten der Ramuli gilt, vermag ich noch nicht zu entscheiden.

Die junge Samenanlage in Abb. 169/1 ähnelt in ihrem Bau aus zwei Schichten um einen zentralen Zellstrang auffällig dem linken Blütenprimordium in Abb. 156. Räumlich liegen auch hier mehrere zentrale Zellstränge vor, wie der anschließende Schnitt Abb. 169/2 zeigt (cf. Rohrbach 1870 b: 479). Dieser trifft die sekundäre Archesporzelle und die Deckzelle und bestätigt damit die Angaben[15] von Schaffner (1897: 97), Dahlgren (1918: 208) und Ganguly (1960: 44) gegenüber Graef (1955: 807), der bei 53 jungen Samenanlagen von *T. latifolia* und *angustifolia* keine Deckzellen erkennen konnte und den Archesporzellen eine subhypodermale Herkunft zuschreibt.

[15] Auch nach den Beschreibungen von Rohrbach (1870 b: 480) und Dietz (1887: 19 und Tab. 2, Fig. 3 und 4) ist eine subepidermale AZ zu vermuten.

c) Der Pistillbau bei *Typha* und Irrwege im Verständnis

Bisher scheint das *Typha*-Pistill in seiner einfachen ascidiaten Struktur — abgesehen vielleicht von Payer (1857: 691) — nicht richtig verstanden worden zu sein.

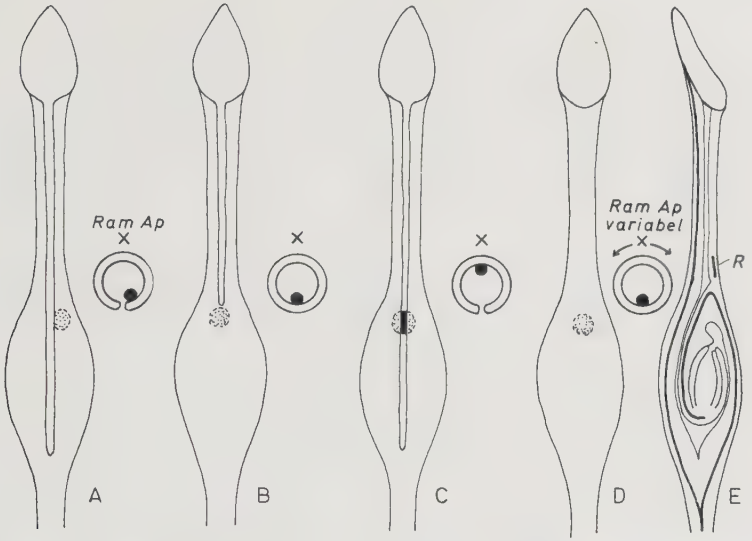
Der vom Ringwall gebildete, schlauchförmig geschlossene Abschnitt reicht vom Grunde der Ovarhöhle bis zum oberen Rand des Griffelkanals. Nach der Ausgliederung der Samenanlage unterhalb des geminderten (= ventralen) Wallrandes hilft dieser also noch den sehr langen unregelmäßig flachgedrückten Griffelkanal aufzubauen (Abb. 178). Der in der Entwicklung voraneilende (= dorsale) Abschnitt des Ringwalls bildet die Narbenfläche. Wie die Entwicklungsreihe junger Pistille von *T. cf. domingensis* (Abb. 139—149) zeigt, entsteht der Griffelkanal in seiner beträchtlichen Länge (Abb. 150, Frucht von *T. latifolia*) also durch interkalares Wachstum des von vornherein geschlossenen Röhrenabschnitts und nicht durch nachträgliches Verwachsen der Blattränder im unteren Narbenabschnitt.

Diese Entwicklungsverhältnisse lassen sich schon an Payers Abbildungen junger Pistille von *T. angustifolia* ablesen (Tab. 139: 26—27). Allerdings verzichtet er darauf, die Beziehungen seiner jungen Stadien zum Bau des blühreifen Pistills klarzulegen, und seine Erwähnungen einer „fente latérale" mag erheblich zur irrtümlichen Annahme einer ventralen Verwachsungsnaht beigetragen haben. Dieser „seitliche Spalt" wird nämlich nur von den Rändern der jungen noch senkrechten und fast röhrenförmigen Narbe gebildet (unsere Abb. 145—147).

Die verschiedenen Fehldeutungen entstanden durch den Versuch, den Öffnungsspalt der Frucht und Vorstellungen einer Blattfaltung in das Bild des *Typha*-Gynoeceums hineinzubringen. Eine Deutung des *Typha*-Karpells als Blattgebilde gibt wohl erstmals Schur (1851: 199): „Das ganze Blatt ist der Länge nach zusammengefaltet und mit den Rändern verwachsen, welche Verwachsung durch eine Linie längs der einen Seite der Fruchthülle noch erkennbar ist ... Die Fruchthülle entspricht nämlich der Blattscheide, der Griffel und die Narbe der Blattfläche, und an dem Punkte, wo sonst Blatt und Scheide sich berühren, hier aber der Griffel seinen Anheftpunkt hat, entspringt die Samenknospe (gemmula) auf einem Stielchen (spermophorum)." Während es sich bei Schur eher um eine theoretische Ableitung handelt, beschreibt Rohrbach die Schließung des Ventralspalts als ontogenetischen Vorgang (1870 a: 69). Die Samenanlage soll dicht neben der Verwachsungsstelle der Fruchtblattränder entstehen (1870 b: 479). Er betont, daß er keine Spur einer zweiten Samenanlage auf der anderen Seite der Verwachsungsstelle gefunden habe; 1870 a: 71 identifiziert er den Öffnungsspalt der Frucht mit dieser Verwachsungsstelle, was bei Schur noch nicht geschieht.

Dietz bleibt in seiner Schilderung unbestimmter als Rohrbach. Er sucht offenbar die Basis des Ventralspalts an der Samenanlageninsertion, denn er

hält es für wahrscheinlich, daß sich die Samenanlage „an dem Punkt zu entwickeln beginnt, wo die zwei Blatt-Ränder zusammenwachsen" (1887: 18, ähnlich 1886 a: 256—257). Entsprechend nennt er p. 17 drei Abschnitte des Fruchtblattes, den röhrenförmigen Fruchtknoten, den „zusammengewachsenen" Griffel und die nicht mehr zusammengewachsene Narbe. Inkonsequent wird er p. 25. wenn er die Furche[16] auf der Frucht auf das Zusammenwachsen



Schema 2. Der Pistillbau von Typha nach der Beschreibung mehrerer Autoren: A Rohrbach, B Dietz, C Kronfeld, D und E vorliegende Untersuchung. A—D jeweils Ventralansicht mit durchscheinend gedachtem Ansatzpunkt der Samenanlage und Querschnitt in Höhe der Samenanlageninsertion, E Medianschnitt mit einem gelegentlich beobachteten Leitbündelrudiment R.

der Karpellränder zurückführt, ganz abgesehen von der falschen Beobachtung, daß diese Furche „in der Richtung der an der oberen Narbenseite befindlichen Furche" verlaufen soll.

Kronfeld, offenbar ohne sein Abweichen von Payer, Rohrbach und Dietz, die er weitgehend referiert, zu bemerken, läßt die Samenanlage auf der Dorsalseite der Karpellhöhle gegenüber der Commissur = Öffnungsspalt ansitzen (1889: 137, 127; als Diagramm 1894 in der Flora brasiliensis; Schur denkt in seiner oben zitierten Bemerkung wahrscheinlich auch an eine dorsale Plazentation). Er vergleicht die Samenanlage mit einer Ligula. Die laminale

[16] Es handelt sich dabei um die an der reifen Frucht schon klaffenden Ränder des Öffnungsspaltes. Bei Benetzung biegen sie sich zurück und geben die Sicht auf den Samen frei, beim Trocknen pressen sie sich wieder eng an den Samen an: die „Furche" ist wieder hergestellt.

Plazentation entnimmt er Bildungsabweichungen. Richtig an dieser Darstellung ist, daß die Samenanlageninsertion und der Öffnungsspalt einander gegenüber liegen: Der Öffnungsspalt zerteilt nämlich den Dorsalmedianus des Karpells; im Innern der Karpellhöhle sieht man den Ventralmedianus aufsteigen und in den Funikulus umbiegen (Abb. 150). Daß ein Leitbündel gespalten wird, ist am einfachen Totalpräparat durch Reste von Gefäßzellen an beiden Spalträndern nachweisbar. Daß es sich um das Dorsalbündel handelt, ist allerdings wegen der Länge des verbogenen und z. T. tordierten Griffels nicht evident (daher die falschen Angaben), kann aber durch Verfolgen der Gefäßzellen bis in die Narbe nachgewiesen werden. Im übrigen lassen natürlich die frühen Stadien der Ontogenese keinen Zweifel daran aufkommen, daß die Samenanlage an der geminderten, also der ventralen Seite des Ringwalls entsteht. Auf weitere Fragen des Pistillbaus, die Plazentation und die Zähligkeit des Gynoeceums soll erst nach Betrachtung einiger Bildungsabweichungen eingegangen werden.

Hier soll nur kurz noch angedeutet werden, daß die Pistillodien demselben Bauplan folgen. Nach dem Prinzip der variablen Proportionen sind allerdings Griffel- und Narbenabschnitt gegenüber der hypertrophen Karpellhöhle extrem gemindert. Sie bilden meist nur ein Stachelspitzchen auf dem stark keulig angeschwollenen Ovar, und zwar wird das Stachelspitzchen um so kleiner, je höher das Pistillodium am Ramulus sitzt (Abb. 20). Einzelheiten der serialen Abfolge an den Ramuli vom fertilen Pistill bis zum Rudiment aus einem einschichtig epidermalen Ringwall (Abb. 30/3) sowie Sippenunterschiede sind noch näher zu klären. Doch kann schon festgestellt werden, daß der in der Regel sehr scharfe gestaltliche Sprung vom obersten fertilen Pistill zum untersten Pistillodium von keinem wesentlichen Unterschied in der Organisation begleitet wird: Dorsal- und Ventralmedianus werden angelegt, die gleiche Zahl der Mesophyllschichten ist vorhanden, und entgegen allen bisherigen Angaben (Dietz 1887: 21 betont: „Eine Samenknospe oder deren Spur entwickelt sich nicht"; zuletzt Saunders 1929: 460) findet sich oben an der ventralen Wand der Pistillhöhle eine verkümmernde Samenanlage (SAR in Abb. 180). Es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß sich ein großer Teil der bisher abgebildeten jungen Entwicklungsstadien von Samenanlagen auf Pistillodien bezieht: Schaffner (1897), Graef (1955), Ganguly (1959 b), unsere Abb. 156—168, 171. — Abb. 180 zeigt den Spitzenbereich eines Pistillodiums von *T. minima* im etwa medianen Längsschnitt. Der Dorsalmedianus und die Prokambialstränge des Ventralmedianus liegen in anderen Schnitten der Serie. Die Griffel- und Narbenregion ist nicht so scharf abgesetzt wie bei *T. latifolia* (Narbe weitgehend abgestorben). Die Interzellularen haben sich stellenweise zu schizogenen Hohlräumen vergrößert (x-Signatur). Besonders bei *T. latifolia* können auf diese Weise auffällige Hohlräume entstehen, die Čelakovský (1885: 630) beschreibt. Die verwirrende Angabe bei Fasset & Calhoun (1952: 373) "a sharply defined central space with two locules" bezieht sich wahrscheinlich auf

die Karpellhöhle und zwei solcher schizogenen Hohlräume. Saunders (1929: 460) hat in mehr als kühnen Spekulationen aus dem Auftreten von zwei Leitbündeln im *Typha*-Pistill auf zwei beteiligte Karpelle geschlossen, und zwar ein fertiles und ein steriles im normalen Pistill und zwei sterile im Pistillodium. Die Samenanlage im Pistillodium dürfte den Carpell-polymorphism für *Typha* endgültig widerlegen, womit aber noch nicht die Möglichkeit der Dimerie ausgeschlossen ist.

d) Bildungsabweichungen im Pistillbau bei *Typha*

1889 (b) beschrieb Kronfeld in einer kurzen Mitteilung ohne Abbildungen interessante Vergrünungserscheinungen an einem Kolben von *T. minima* und kündigte eine eingehende Untersuchung an. Sonst ist mir nichts über Bildungsabweichungen der weiblichen Blüte bekannt geworden; nur auffällige Abänderungen in der Kolbengestalt werden in einer umfangreichen „Mißbildungsliteratur" immer wieder beschrieben.

„Vergrünte" Kolben sind mir nicht begegnet, doch gibt es an bestimmten Stellen der Infloreszenz fast regelmäßig mannigfache Bildungsabweichungen: vor allem an der Basis des weiblichen Kolbens und an der Spitze des männlichen. Bei diesen Gestaltungen handelt es sich weder um Vergrünungen, denn ein vegetativer Einschlag liegt nicht vor, noch um eigentliche Mißbildungen im Sinne von planlosen Gestaltabirrungen. Eher könnte man bei dem hier gemeinten Typ der Bildungsabweichungen von Gestaltauflösungen (Morpholysen) sprechen und somit den Wert dieser durchaus nicht regellosen Bildungen für die Gestalterforschung betonen.

Die aufschlußreichsten Gebilde fanden sich zwischen normalen Stamina an der Spitze der Infloreszenz von *T. shuttleworthii*. Relativ häufig sind Gestaltungen wie Abb. 181 und 182, die wie das normale weibliche Pistill nur ein Karpell erkennen lassen. Das Ovar ist bald deutlich bauchig, bald überhaupt nicht angedeutet, und der Ventralspalt kann sich verschieden tief hinunterziehen. Daneben gibt es manchmal Pistille mit zwei gleich stark entwickelten Narben (Abb. 184—187), also offenbar dimerer Natur. Entweder können die großen freien Narben unmittelbar an die Ovarregion anschließen (Abb. 185), oder es sind nur kleine Narben auf einem hohen Griffel ausgebildet (Abb. 186 und 187). In anderen Fällen ist die Deutung fraglich: Ist das Pistill Abb. 183 dimer, oder ist nur die Narbe eines Einzelkarpells gespalten? Sind in Abb. 189 zwei Narben bis zur Unkenntlichkeit ihrer Individualität verschmolzen, oder hat ein Karpell durch gleichmäßige Förderung seines Ringwalls eine peltate Narbe entwickelt?

Einmal fand sich sogar ein trimeres Pistill, und zwar — ein glücklicher Fund — mit Samenanlagen (Abb. 194). Zwei Karpelle tragen auf ihrer Oberseite je eine Samenanlage dicht an ihrem linken Rand. Die Anheftungsstelle ist leistenförmig in die Länge gezogen und markiert dadurch deutlich die Insertion. Diese lateral-submarginale Anordnung läßt darauf schließen, daß ein

Karpell prinzipiell mehr als eine Samenanlage ausbilden kann. Und schließlich wurde die Suche durch das monomere Pistill der Abb. 190 (cf. auch Abb. 199—200) belohnt: Links und rechts des Ventralspalts sitzt je eine Samenanlage auf einem leistenförmigen Sockel, der parallel zu den Spaltenrändern verläuft. Dieselbe Insertion mit nur einer Samenanlage zeigt Abb. 191, während in Abb. 192 die Samenanlage fast median auf der Querzone steht. In diesem Fall ist keine eigene Insertionsbasis entwickelt, der Karpellrand selbst trägt die Samenanlage. Ein weiteres Beispiel dieser Art wurde bisher nicht gefunden.

Als einen nicht uninteressanten Übergang zwischen dimerem und monomerem Bau könnte man das in Abb. 193 dargestellte Pistill ansehen. Der vordere Spalt, der seitlich die Samenanlage trägt, reicht tiefer herab als der hintere. Wird ersterer von zwei Karpellen gebildet, oder handelt es sich um den Ventralspalt eines Karpells? In Anbetracht der vorstehenden Beispiele widerspricht die Plazentation keiner der beiden Möglichkeiten. Wenn man bei diesem Pistill eine dimere, parakarpe Organisation vermutet, so braucht man nur Abb. 183 zu Hilfe zu nehmen und gelangt zu einem monomeren Bauplan mit gespaltener Narbe.

Ob allerdings reine Parakarpie vorliegt, wie man nach dem äußeren Bau des trimeren Pistills annehmen möchte, oder ob noch eine synkarpe Zone vorhanden ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Ganz aussichtslos ist die Suche nicht, wenn man *Sparganium* heranzieht: *Sparganium*, dessen dimere Pistille synkarp gebaut sind, kann in Morpholysen die gleichen epeltaten Karpelle mit zwei lateralen Samenanlagen hervorbringen wie *Typha* (vgl. Abb. 200 *Sparganium erectum* mit Abb. 199 *Typha* cf. *domingensis*).

Während in den bisher betrachteten ± dimeren Gestaltungen beide Partner gleich stark entwickelt waren (abgesehen von der Fertilität), mögen nun noch einige Abbildungen auf ungleiche Ausbildungen aufmerksam machen: In Abb. 195 ist in die Ventralwand eines Karpells noch eine zweite Anlage eingeschmolzen, in Abb. 197 stehen zwei sehr ungleiche Narbenäste einander gegenüber, und bei Abb. 198 darf man vielleicht in der kleinen Spitze an der Basis des Ventralspalts den Ansatz zur Anlage eines zweiten Karpells sehen.

e) Diskussion zur Plazentation bei *Typha* und *Sparganium*

Bei *Typha* kann man für jede der drei Plazentationsmöglichkeiten[17] Argumente anführen:

1. Bei der normalen Blüte, abgesehen von den frühen Entwicklungsstadien, hängt die Samenanlage auf der Ventralseite des Pistills von oben in

[17] Die Angabe von Stachyosporie („Fruchtknoten mit axiler Placenta") bei Sachs (1870: 465), der sich auf Rohrbach beruft, ist schon durch Rohrbach (1870 b: 479—480) korrigiert worden.

das Fruchtknotenfach hinein (Abb. 169 mit noch ungekrümmter Samenanlage, Abb. 150 bei der reifen Frucht). Der ventrale Rand des Karpells (= Pistills), die Querzone, liegt weit darüber am oberen Ende des Griffelkanals: ventral-median-laminale Plazentation. Auch die Ausgliederung der Samenanlage geschieht auf halbem Wege zwischen dem Boden des Fruchtknotenfachs und dem ventralen Rand des Ringwalls (Abb. 167 und 168). Und schließlich sollen in „vergrünten" Blüten von *T. minima* die Samenanlagen auf der Oberseite des Karpells gesessen haben (Kronfeld 1889 b: (41)). Graef (1955: 807) spricht von einer parietalen Plazenta.

2. Bei den oben beschriebenen Morpholysen ist die Plazentation, abgesehen von dem Fall der Abb. 192, deutlich submarginal. Auch die eben erwähnte Abb. 167/2 der Samenanlagenausgliederung erlaubt diese Interpretation. Anfangs nehmen meist zwei Mesophyllschichten in gleichem Maße am Ringwallaufbau teil. Der exakte Blattrand ist also zwischen den Spitzenzellen dieser Mesophyllschichten zu suchen (Pfeil). Im Beispiel der Abb. 167/2 beteiligt sich nun schon die der Spitzenzelle nächstfolgende Zelle am Aufbau der Samenanlage, und die dritte Zelle bildet das Zentrum derselben. Noch idealer kann man sich den Nachweis einer submarginalen Plazentation kaum wünschen. Zugleich zeigen aber diese Ausgliederungsverhältnisse der Samenanlage auch, wie gering die Unterschiede der verschiedenen Plazentationstypen in frühen ontogenetischen Stadien sein können. Das Verhalten einer Zelle kann entscheidend sein.

Und wenn man Abb. 168 heranzieht, so ist schon wieder in Frage gestellt, ob man die Plazentation noch submarginal nennen soll oder schon marginal: Hier liefert eine Spitzenzelle selbst einen erheblichen Beitrag zur Samenanlage, regeneriert sich allerdings wieder (s. o. S. 495). Die Entscheidung scheint in diesem Falle, wenigstens deskriptiv, nur eine Definitionsfrage zu sein: Muß bei marginaler Plazentation eine subepidermale Spitzenzelle des Blattrandes die Archesporzelle liefern, oder genügt die Beteiligung von Spitzenzellen an der Samenanlage? Muß bei marginaler Plazentation die Samenanlage in der Wachstumsrichtung des Blattrandes ausgegliedert werden, oder darf die Ausgliederung auch senkrecht dazu erfolgen?

3. In diesem Lichte gesehen ist es nicht mehr so befremdlich, daß die Plazentation in Abb. 192 im Unterschied zu den übrigen Morpholysen offenbar rein marginal ist. Histogenetisch braucht man nur anzunehmen, daß ein oder zwei Spitzenzellen der unteren Mesophyllschicht an der Querzone keine Förderung gegenüber jenen der oberen Mesophyllschicht erhalten und dann bei Beginn der Samenanlagenausgliederung ihr Wachstum eingestellt haben. Eine Hemmung dieser Spitzenzellen ist sowieso für alle Bildungsabweichungen mit offenem Ventralspalt zu postulieren; sie müßte im Falle der Abb. 192 nur etwas früher als üblich erfolgt sein. — Die rein marginale Plazentation, die bei den Morpholysen von *Typha* eine Ausnahme darstellt, scheint sonst zum charakte-

ristischen Verhalten der Bildungsabweichungen zu gehören; Guédès (1966 b: 397), Rohweder (1968: 419).

Auch bei *Sparganium* liegen die Verhältnisse so, daß sich die drei Typen der Plazentation kaum unterscheiden. Zur Blütezeit erscheint die Plazentation ebenso laminal wie bei *Typha*, und auch im Stadium der Samenanlagenausgliederung läßt sich diese Deutung mit den allgemeinen Proportionen rechtfertigen: Die Samenanlage nimmt im Pistillängsschnitt fast die ganze Innenseite der Ventralwand ein (Abb. 175). Anders ist jedoch die Sprache des Zellnetzes:

Wie bei *Typha* kann man regelmäßige Zellzüge verfolgen, die in den Ringwall einziehen. Allerdings ist ihre Zahl, entsprechend der mächtigeren Karpellwand, bei *Sparganium* größer; im vorliegenden Beispiel sind es sowohl für die ventrale wie die dorsale Wand sechs Mesophyllschichten. Im Unterschied zu *Typha* ist die ventrale Außenkante nicht so früh gefördert, so daß sie mit dem Oberrand der Samenanlage fast noch eine Ebene bildet. Deutlich geht ein großer Teil der Samenanlage auf die Teilungstätigkeit einer subepidermalen Ringwallrandzelle zurück (punktiert), und so kann man die Samenanlage als marginal — zumindest im obengenannten weiteren Sinne — bezeichnen.

Die folgende Interpretation des Zellnetzes ist noch etwas spekulativ, doch im Vergleich mit *Typha* nicht unwahrscheinlich. Die Zellstränge 1 und 2 ziehen in einem schönen Bogen in die Samenanlage ein. Vielleicht bildeten die Stränge 1—6 in einem früheren Stadium gleichberechtigt den Rand des Ringwalls; die Stränge 1—4 scherten dann ab für die im strengen Sinn marginale Samenanlage, und die Stränge 5 und 6 werden als ventrale Außenkanten die Schlauchwand fortsetzen. Diese Deutung läuft auf einen flächigen Karpellrand hinaus (Puri 1961), wobei die ventralen Außenkanten nicht als sekundäre Randbildung gewertet zu werden brauchen (cf. Rohweder 1968: 419), sondern Teile des alten Randes sind. Doch ist für *Sparganium* noch nicht gesichert, ob die subepidermalen Randzellen des Ringwalls wirklich als Blattrandinitialen angesehen werden dürfen.

f) Diskussion zur Pseudomonomerie bei *Sparganium* und *Typha*

Wenn in einem Verwandtschaftskreis monomere neben coenocarpen Gynoeceen vorkommen, ohne daß es auch mehrzählig apocarpe Typen gibt, so liegt der Verdacht nahe, daß die monomer erscheinende Organisation durch Reduktion aus der coenocarpen entstanden ist, daß also Pseudomonomerie vorliegen könnte.

Bei einigen Sippen von *Sparganium* finden sich fast regelmäßig neben einfächrig einnarbigen auch dimer syncarpe Pistille, und Eckardt (1937) konnte in seiner grundlegenden Arbeit über das pseudomonomere Gynoeceum verschiedene Reduktionsstufen des zweiten Karpells nachweisen: von einem

zweiten Fach mit verkümmerter Samenanlage und normaler Narbe über ein rudimentäres zweites Fach bis zu einem kleinen Narbenzipfel (p. 77—78). Darüber hinaus zieht er die Orientierung des fertilen Karpells, die Nervatur und eine mehr oder weniger exzentrische Lage der Fruchtknotenhöhle als Hinweis auf ein eingeschmolzenes 2. Karpell bei den normalen einfächrigen Pistillen heran.

Die Orientierung entfällt als brauchbarer Anhaltspunkt, da die adaxiale Stellung nur der relativ häufigste Fall einer charakteristischen Variabilität ist (U. Müller-Doblies 1969: 368). Seinerzeit waren die Partialinfloreszenzscheitel als Bezugspunkte an den Doppelköpfchen noch nicht bekannt, und die Tragblätter lassen sich oft nicht eindeutig erkennen.

Bei der genauen Analyse der Nervatur einiger einfächriger Pistille von *Sparganium erectum, simplex* und *angustifolium* hat sich gezeigt, daß es keine unabhängigen Leitstränge in der Region des reduzierten Karpells gibt. Die Versorgung der Samenanlage geschieht im gleichen Maße aus der gesamten Karpellwand mit Ausnahme der Dorsalregion. Bei *S. erectum* entsenden die zahlreicheren ventralen und lateralen Bündel Gabeläste in die Samenanlage (s. auch Saunders 1929: 460).

Was schließlich die mächtigere Entwicklung der ventralen Region anlangt, so kann man sie schwerlich verallgemeinern. Die Längsschnitte durch junge Blüten zeigen im allgemeinen, daß in die Ventralwand ebensoviele Zellschichten einziehen wie in die Dorsalwand, z. B. in Abb. 175 je sechs Mesophyllschichten.

Es liegt also beim normalen einfächrigen Pistill kein Hinweis (mehr) auf Pseudomonomerie vor. Mit dieser negativen Feststellung ist jedoch noch nicht bewiesen, daß kein zweites Karpell mehr in die Konstruktion des Pistills eingeht. *Typha* aber mit seiner extremen Reduktion der Karpellwand erlaubt mit einem hohen Wahrscheinlichkeitsgrad eine solche positive Aussage. Im Fall äußerster Reduktion des soliden Karpells müßte theoretisch wenigstens eine subepidermale Initialzelle übrigbleiben, die nicht als notwendiger Bestandteil des fertilen Karpells angesehen werden muß.

Ausgehend von der ungewöhnlichen, median-laminal erscheinenden Plazentation bei *Typha,* fragt Eckardt (1937: 79): „Ob an der ventralen Schlauchwand nicht doch ein zweites Karpell mitbeteiligt ist?" Und wenn man die Zellfolge in der Ventralwand des jungen Karpells auf den Längsschnitten Abb. 167/2 vor Augen hat, so scheint diese Vermutung in idealer Weise bestätigt zu werden: die Spitzenzelle der inneren Mesophyllschicht gehört zum fertilen Karpell und geht in der marginalen Samenanlage auf, während die Spitzenzelle der äußeren Mesophyllschicht — zum soliden Karpell gehörig — die Ringwallbildung oberhalb der Samenanlage fortsetzt und somit den Verschluß der Karpellhöhle und des Griffelkanals vollzieht.

Im Fall der Abb. 165 jedoch zieht lokal nur ein einziger subepidermaler Zellstrang in die Ventralwand ein, und die Analyse der Abb. 176/2 und 3

(zwei optische Ebenen eines Schnittes) ergab sogar zwei hintereinander liegende einzellreihige Stränge, die die ganze ventrale Wand der Karpellhöhle ausmachen (rekonstruierter Querschnitt Abb. 176/4). Der jeweils nächste, davor und dahinter anschließende Schnitt berührt die Karpellhöhle kaum noch tangential (z. B. Abb. 176/1), sondern schneidet die Seitenwände des Karpells. In diesem Gynoeceum gibt es ventral keine subepidermale Initialzelle, die man einem soliden zweiten Karpell zusprechen könnte.

Auch die Morpholysen widersprechen einem soliden Karpell. Bei dimerer und trimerer Gestaltung sitzen die Samenanlagen deutlich neben dem Blattrand. Man muß somit annehmen, daß der Blattrand des fertilen Karpells auch ohne Hilfe eines zweiten Karpells über die Samenanlage hinauswachsen kann. Auf der anderen Seite zeigen gerade die Morpholysen (s. o. S. 499), daß *Typha* zu coenocarper Gestaltung fähig ist. Das solide Karpell ist offenbar restlos aus dem Pistillbau hinausreduziert worden.

Zum Schluß möge noch die terminologische Seite dieses Ergebnisses beleuchtet werden. Soll man das einfächrige Gynoeceum von *Sparganium* und *Typha* noch als pseudomonomer bezeichnen oder — wenigstens bei *Typha* — schon wieder als monomer?

Eckardt selbst beschreibt einen Einzelfall von *Celtis*, wo er keine Spur eines zweiten Karpells nachweisen konnte, als „echt monomeres Pistill" (1937: 17). Doch andererseits ist in seiner Darstellung von *Ficus carica* die Pseudomonomerie erst „vollständig", wenn die letzten deutlichen Spuren des zweiten Karpells, nämlich eigene Bündel und der Griffelast, der Reduktion zum Opfer gefallen sind. In gewisser Hinsicht liegt hier eine Inkonsequenz vor, die allerdings in der widersprüchlichen Natur vieler Pseudobegriffe (Pseudanthium, pseudoterminal, pseudomonokotyl) begründet ist, in dem Mißverhältnis zwischen Nachweisbarkeit und Vollendungsgrad der Pseudostruktur.

Man kann Pseudomonomerie als heuristischen Grenzbegriff auffassen. Es hängt von der Feinheit der Untersuchungsmethoden ab, von welcher Reduktionsstufe an man von einer Vortäuschung der Monomerie sprechen will; zum Beispiel bei den Caryophyllaceae wird man kaum den Begriff Pseudomonomerie gebrauchen, eher schon bei den Ulmaceae, die aber bei näherer Betrachtung so deutlich dimer sind, daß man — besonders gegenüber den Urticaceae — nur von einer Vorstufe zur Pseudomonomerie sprechen möchte. Und so schiebt sich die Grenze immer weiter fort, bis man Pseudomonomerie nur noch postuliert und einem theoretisch vorhandenen 2. Karpell ein schmales Gewebestück zuschreibt (cf. Eckardt 1937: 32, 31), bis also rein beschreibend Monomerie vorliegt.

Wenn man aber den Begriff der Pseudomonomerie nicht nur heuristisch benutzt, sondern konkret auf bestimmte Fälle der durchmessenen Strecke des Reduktionsgeschehens beziehen will, so gibt es drei Möglichkeiten:

1. Man faßt unter Pseudomonomerie alle Reduktionserscheinungen zu-

sammen, bei denen vom coenocarpen Gynoeceum nur ein fertiles Karpell übrigbleibt.

2. In deskriptiver Haltung klammert man das letzte Reduktionsstadium, auf dem keine Spuren eines weiteren Karpells mehr nachweisbar sind, als monomer aus (z. B. den erwähnten Ausnahmefall von *Celtis*).

3. Man benutzt im Gegenteil den Begriff pseudomonomer gerade für das letzte Reduktionsstadium allein (*Ficus;* cf. auch *Urtica*, Eckardt [1937: 31]: „Die Reduktionsstufe, von der hier Goebel spricht, ist diejenige, die am ehesten den Namen Pseudomonomerie verdient"). Aus vergleichender Sicht ist der Terminus hier besonders angebracht, um die Monomerie coenocarpen Ursprungs von der Monomerie auf apocarper Grundlage begrifflich zu trennen. Theoretisch muß ja bei ersterer ein komplexeres Gebilde als ein Einzelkarpell vorliegen. Theoretisch kann ein coenocarpes Gynoeceum bei extremer Reduktion in der Gliederzahl nicht einfach wieder auf den Zustand eines apocarpen Einzelkarpells zurückfallen. Einen plötzlichen Verzicht auf das letzte Partnerphyllom kann man dem einzigen fertilen Karpell schwerlich zumuten, vielmehr muß man einen mehr oder weniger allmählichen Einschmelzungsprozeß über die von Eckardt herausgearbeiteten Zwischenstufen annehmen. Ein vorstellbarer Rückweg zum echten Einzelkarpell besteht wohl nur in dem Umweg über die sekundäre Apocarpie und führt damit wieder zur eingangs erwähnten Situation (s. o. S. 502).

Die Beschränkung des Begriffs im Sinne der 3. Möglichkeit empfiehlt sich aber vor allem deshalb nicht, weil sie zu stark vom eingebürgerten Gebrauch abweicht. Auch die entgegengesetzte Beschränkung (2. Möglichkeit) erscheint mir nicht vorteilhaft, da man dann strenggenommen jedes monomer erscheinende Pistill, an dem der Nachweis von Spuren eines oder mehrerer steriler Karpelle nicht gelingt, schon nicht mehr als pseudomonomer bezeichnen dürfte; man müßte also bei konsequent deskriptiver Benennung nicht selten für eine einzige Art Pseudomonomerie und Monomerie nebeneinander angeben: *Celtis tournefortii, Ficus carica, Sparganium erectum,* wohl manche Urticaceae, Araceae usw., und würde damit einen kleinen quantitativen Unterschied überbetonen, während der typologische Unterschied in der Organisation zwischen Monomerie auf syncarper und solcher auf apocarper Grundlage vernachlässigt wird.

Daher erscheint mir die umfassende Definition (1. Möglichkeit) am sinnvollsten. Doch darf dieser erweiterte Gebrauch des Terminus Pseudomonomerie nicht dazu führen, nur aus phylogenetischen Spekulationen heraus ein Taxon als pseudomonomer zu bezeichnen. Es muß zumindest der Nachweis erbracht werden, daß diese Sippe zu coenocarper Gestaltung fähig ist: entweder durch gelegentliche Spuren steriler Karpelle im normalen Pistill oder durch Morpholysen. Das letzte Reduktionsstadium der Pseudomonomerie in diesem Sinne könnte man als coenocarp-monomer der apocarpen Monomerie gegenüberstellen.

Aus dieser Sicht sind *Typha* und die einfächrigen Pistille von *Sparganium* als pseudomonomer zu bezeichnen, und zwar bei *Sparganium* überwiegend, bei *Typha* stets, ohne nachweisbare Reste eines zweiten Karpells.

5. Zur Homologie von Karpell und Stamen bei Sparganium und Typha

a) Vorbemerkung

Aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen sind Übergangsgebilde von Staub- und Fruchtblättern beschrieben worden (cf. z. B. Guédès 1968: 402). Bei aller Mannigfaltigkeit der Erscheinungen handelt es sich keineswegs um völlig regellose Gestaltungen, sondern weitgehend lassen sich diese Bildungsabweichungen aus der Überlagerung von Mikro- und Megasporophyllstrukturen unter verschieden starker Beteiligung der Partner verstehen. Je nachdem, ob eine Karpellanlage im Verlauf ihrer weiteren Ontogenie männlich oder ein werdendes Stamen später weiblich überformt wurde, handelt es sich nach einem Vorschlag Leinfellners (1962: 2) um ein Androkarpell bzw. ein Gynostamen. Guédès spricht bei beiden Bildungen neutral von Staminokarpellen und unterscheidet dann näherhin weibliche bzw. männliche Intersexualität.

Diese Zwittergebilde unterstreichen zum einen die allgemeine Homologie von Staub- und Fruchtblatt als gleichwertige Grundorgane. Darüber hinaus erlauben sie eine genauere Bestimmung der einander homologen Anteile von Staubblatt und Fruchtblatt. Bei solchen Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß die Homologiebeziehungen nicht für alle Angiospermen konstant sind, sondern daß je nach Objekt andere Teile einander gleichwertig sind.

Die Karpellhöhle kann entweder der Antherenregion *(Sempervivum, Tofieldia)* oder der Anthere und dem Filament *(Tulipa)* oder nur dem Filament *(Veronica)* entsprechen. Im letzten Fall sind Griffel und Narbe der Antherenregion homolog, in den beiden ersteren handelt es sich bei ihnen um „Neubildungen", um karpelleigene Strukturen, die aus der obersten Spitze der Antherenregion hervorgehen. In diesen drei Fällen dient die unterschiedliche Längsgliederung der Sporophylle als Einteilungskriterium. Nach einem anderen Kriterium hat Guédès (1965) zwei Typen herausgestellt und nach *Sempervivum* und *Tofieldia* benannt. Beim *Tofieldia*-Typ finden die adaxiale und die abaxiale Lamina der diplophyllen Anthere im Karpell ihre Entsprechung, beim *Sempervivum*-Typ hingegen ist die adaxiale Antherenlamina nicht in die Karpellkonstruktion einbezogen, sie bleibt unentwickelt (cf. jedoch Guédès 1968: 383 u. 403).

Wenn man beide Kriterien berücksichtigt, ergibt die Kombination sechs Typen, von denen bisher vier bekannt wurden. Vorläufig sind erst ein bis zwei Beispiele je Typ genau analysiert worden, und Prognosen erscheinen daher noch verfrüht. Doch als Arbeitshypothese sollte man im Auge behalten, daß diesen Typen ein beachtlicher systematischer Wert zukommen könnte.

b) *Sparganium*

Die Gebilde Abb. 216—220 fanden sich zusammen mit wenigen weiteren Bildungsabweichungen in einem sonst normalen weiblichen Köpfchen von *Sparganium erectum*. Abb. 216 zeigt in der Grundgestalt ein dimeres Pistill, jedoch ist nur das eine Karpell annähernd normal gestaltet (links in Abb. 216/1), der freie Endabschnitt des zweiten dagegen ist rudimentär, und zwar hauptsächlich aus Konnektivgewebe mit einem rechten Rand aus Narbengewebe und einer linken Theke mit zwei kurzen Pollensäcken. In Abb. 218 liegt ein ähnliches Gebilde auf trimerer Grundlage vor. Die Narben der beiden Karpelle sind, wie auch häufig bei normalen dimeren Pistillen, sehr ungleich. Anstelle der Narbe des dritten Karpells steht eine Anthere, die noch alle vier Lokuli trägt, allerdings stark reduziert, besonders die beiden ventralen. Auch bei dem fast normalen Stamen der dimeren Struktur in Abb. 219 und bei der einzigen Theke in Abb. 216/1 und 220/2 sind die adaxialen Pollensäcke deutlich gemindert. Aus der Sicht des diplophyllen Antherenbaus kann man hier eine Neigung zur Reduktion der Ventralspreite des Stamens ablesen und folgern, daß nur die dorsale Lamina der Anthere im normalen Fruchtknoten ihr Homologon findet (cf. Guédès 1968: 403). In Übereinstimmung mit dieser Deutung geht in Abb. 216/1 der Narbenrand des Karpells in den dorsalen Pollensack des mit ihm verwachsenen halbseitigen Zwitterphylloms über. In den übrigen Fällen, wo verschiedengeschlechtige Sporophylle aneinanderstroßen, sind die Randverhältnisse weniger eindeutig, doch überwiegend im gleichen Sinne zu lesen.

Allerdings scheinen mir die vorliegenden Bildungen nicht auszureichen, um diese Homologieverhältnisse als für *Sparganium* erwiesen zu betrachten. Zur Vorsicht mahnen erstens der ventrale Lokulus in Abb. 219/2, der noch unterhalb der Querzone an der Karpellaußenwand herabzieht, was man zwar zur Not auf eine unvollkommene Verwachsung der beiden Sporophylle zurückführen könnte, und zweitens die Tatsache, daß sich bisher unter den mannigfachen Bildungsabweichungen der Stamina keine Gestaltungen fanden, die durch Auflösungserscheinungen Hinweise auf die diplophylle Struktur der Anthere gegeben hätten: keine U-förmige Verbindung der beiden Lokuli an der Basis einer Theke, keine Andeutung einer Trennung von dorsaler und ventraler Antherenhälfte und keine bogenförmige Verbindung der zwei Lokuli der dorsalen bzw. der ventralen Antherenhälfte an der Antherenspitze. Fast im Gegenteil gehören auch bei den Bildungsabweichungen die Pollensäcke einer Theke engstens zusammen, z. B. beim Ersatz einer Antherenhälfte durch Narbengewebe in Abb. 216, 217 und 220 sowie bei apikalen Konnektivspaltungen, die immer nur die seitlichen Antherenhälften trennen (Abb. 127—130, 134 bis 135). Besser gesichert erscheint die Homologisierung der Abschnitte in der Längsachse der Sporophylle. Alle Stamina, die Einflüsse von Karpellstrukturen zeigen, zeichnen sich durch kurze gedrungene Filamente aus. Wenn Stamina mit Karpellen zu pistillartigen Gebilden zusammentreten, sind die Filamente

den Fruchtknotenhöhlungen angegliedert, und die Antheren stehen mit den Narben auf etwa einer Höhe. Letzteres ist besonders in jenen Fällen deutlich, wo die eine seitliche Hälfte als Narbe und die andere als Theke ausgebildet ist (Abb. 217).

Entsprechende Staminokarpelle fanden sich an weiblichen Köpfchen von *Sparganium minimum* aus dem Teufelsbruch, Berlin-Spandau. Abb. 222 zeigt ein pseudomonomeres Pistill ohne die geringste Andeutung eines zweiten Karpells. Die eine Seite der Narbe ist durch eine Theke ersetzt, deren ventraler Lokulus gemindert auf der Innenseite der Fast-Röhre verläuft (Reduktion der Ventrallamina), während der Rand des dorsalen Lokulus in den Rand des Ventralspalts übergeht. Etwas unsicher bleibt die Deutung des narbenlosen Ventralspaltabschnittes gegenüber der Theke: darf man ihn der Narbenregion zurechnen (etwa als Griffelabschnitt), oder muß man damit rechnen, daß die Anthere auch dem obersten Karpellhöhlenabschnitt entsprechen kann? Im Fall des jüngeren Karpells der Abb. 223 ist der fragliche Abschnitt mit Narbenpapillen ausgestattet, also die erste Deutung (Anthere ≙ Narbe) in zweifelsfreier Weise realisiert. Abb. 221 und 224 zeigen, daß auch *S. minimum* zu dimerer Gestaltung fähig ist. Die Buckelbildung des Randes in Abb. 224 erinnert an beginnende Samenanlagen (cf. Guédès 1966 a: 59).

Zu welchem Typ der Staubblatt-Fruchtblatt-Homologien gehört nun *Sparganium*? Die meisten Gemeinsamkeiten bestehen mit *Veronica:* bei beiden Gattungen entspricht das Filament der Karpellhöhle, und die ventrale Lamina der Anthere findet kein Homologon im Karpell. Ein Unterschied besteht allerdings in der Beteiligung des Filaments an der Karpellgestalt: adaxialer und abaxialer Anteil bei *Veronica,* wohl nur abaxialer Teil bei *Sparganium* (cf. Abb. 222 und 223). Die Typen von *Tofieldia* und *Sempervivum* wurden aufgestellt für die unterschiedliche Beteiligung der diplophyllen Anthere an der Karpellhöhle und die dadurch bedingte Position der Samenanlagen an verschiedenen Rändern. Da nun bei *Veronica* die Karpellhöhle dem Filament entspricht, ist das ursprüngliche Kriterium, das die beiden Typen trennt, gar nicht für *Veronica* anwendbar, und man muß untersuchen, von welchem Typ aus man am besten nach *Veronica* extrapolieren kann.

Guédès benutzt dazu die Position der Samenanlagen: bei *Sempervivum* bilden gleichsam die mit Samenanlagen versehenen Ränder der dorsalen Antherenspreite den Ventralspalt des Karpells, während bei *Tofieldia* die Samenanlagen am medianen Spalt zwischen den ventralen Loben der Anthere sitzen. Bei *Veronica* sitzen sie nun an der basalen Verlängerung des Spaltes zwischen den ventralen Loben und somit am ähnlichsten wie bei *Tofieldia* (Guédès 1968: 403).

Auf der anderen Seite kommt *Veronica* der ursprünglichen Definition des *Sempervivum*-Typs am nächsten: die ventrale Antherenlamina nimmt nicht am Karpellbau teil. Diese Definition wird noch von Guédès (1968: 383) voll anerkannt: «dans le type *Sempervivum* (Guédès 1965 b), la lame postérieure

Tabelle 2

Homologiebeziehungen horizontal \ vertikal		Anthere ≙ Narbe de novo Filament ≙ Karpellhöhle Fil. basis ≙ Karpellstiel	Anthere Filament ≙ Narbe de novo Fil. basis ≙ Karpellhöhle Karpellstiel	Anthere ≙ Narbe Filament ≙ Karpellhöhle Fil. basis ≙ Karpellstiel
ventrale Antherenspreite mit Homologon im Karpell = **Tofieldia-Typ** sensu originali	Samenanlagen am Rand des Ventralspalts der Ventrallamina = **Tofieldia-Typ** sensu novo	TOFIELDIA (Leinfellner 1962)		
ventrale Antherenspreite			PAPAVER (Guédès in litt.)	VERONICA (Guédès 1968)
ohne Homologon im Karpell = **Sempervivum-Typ** sensu originali	Samenanlagen am Rand der Dorsallamina = **Sempervivum-Typ** sensu novo	SEMPERVIVUM (Guédès & Dupuy 1963, Guédès 1965, Engler 1875 u. 1926: 21) PRUNUS (Guédès 1966 c) SALIX? (Guédès in litt.)	TULIPA (Guédès 1966 a)	
Typ fraglich		Narbe de novo: ROSA, CRATAEGUS, HUMULUS, CANNABIS, ALNUS, BEGONIA (cit. in Guédès 1968)		HEBE (Hamann 1962) SPARGANIUM, TYPHA

de l'étamine prend de l'importance et forme seule la lame carpellaire. La lame antérieure disparait.»

Welcher Zuordnung ist nun der Vorzug zu geben? Soll man die Definition der Typen ändern, wie es Guédès implicite tut, oder *Veronica* zum *Sempervivum*-Typ rechnen?

Eine Ableitung der *Veronica*-Verhältnisse ist am leichtesten vom *Tofieldia*-Typ vorstellbar: Nach der basipetalen Verlagerung der Plazentarzone (aus der Antheren- in die Filamentregion) und der notwendig unmittelbar folgenden Verlagerung der Griffel- und Narbenregion braucht nur noch je ein Gewebestreifen längs der ursprünglichen Plazentarränder (= die ventralen Loben der Anthere) reduziert zu werden, und der Typ der *Veronica* ist erreicht. Solche Proportionsverschiebungen am Karpell sind mit einiger Wahrscheinlichkeit jederzeit möglich, bleiben aber in der Erforschung des Gynoeceums unbemerkt, solange nicht in Staminokarpellen ein Maßstab für die Proportionen vorliegt. Doch da vorläufig das Wissen um die Konstruktionsmöglichkeiten der Staminokarpelle, um ihre Konstanz innerhalb der Sippen und um die Ableitungsmöglichkeiten zu gering ist, scheint mir die umseitige schematische Übersicht dem Wissensstand etwas angemessener als die Unterscheidung von nur zwei Grundtypen. Erstens wird bei dieser Übersicht die Zwischenstellung von *Veronica* deutlich, und zweitens zwingt diese Tabelle zur klaren Beantwortung wichtiger Konstruktionsfragen bei der Untersuchung von Staminokarpellen. Die in der Literatur bisher eingehend untersuchten Beispiele sind eingetragen. Ob sich nun die Homologisierung so fein differenziert wird durchtragen lassen, wie es in den vorliegenden Beispielen geschehen ist, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen.

c) Typha

Bei *Typha* sind Staminokarpelle häufiger als bei *Sparganium*. Sie finden sich eingestreut unter die übrigen Bildungsabweichungen besonders an der Spitze der Infloreszenzen. Gestaltungen wie Abb. 201—204 zeigen, daß Narbe und Anthere einander entsprechen, und Abb. 204 läßt überdies erkennen, daß die Karpellhöhle, von deren Spitze normalerweise die Samenanlage herunterhängt, dem Filament homolog ist. Eine gesonderte Griffelregion ist nicht zu erkennen, sie entspricht offenbar der Narbenbasis, da bei freiliegenden Samenanlagen das Narbengewebe bis zu den Samenanlagen herunterzieht. Man kann also an den Staminokarpellen und den Verwachsungen verschiedengeschlechtiger Sporophylle dieselben longitudinalen Homologieverhältnisse ablesen wie an jenen von *Sparganium*.

Hingegen läßt sich das Verhalten der Antherenregion möglicherweise nicht auf einen Nenner bringen. Das fast normale Staubblatt der Abb. 207 deutet durch die Kürze der Antherenregion und die Breite des Filaments den weiblichen Einfluß an. Bemerkenswert ist die ausgeprägt introrse Gestaltung,

die auch die Antherenregion der dimeren Gebilde in Abb. 205 und 206 kennzeichnet. In Abb. 205 bleibt die Gestaltung des Karpellrudiments mit der Samenanlage unverstanden und hilft nur die Orientierung der Anthere festzulegen, in Abb. 206 hingegen ist die Narbenlamina gut ausgebildet, und ihr Rand geht deutlich in den Rand des dorsalen Pollensacks vom Partnerphyllom über. Eine Minderung der ventralen Pollensäcke ist zwar an beiden Abbildungen erkennbar, aber wenig ausgeprägt. Das halbseitige Zwitterblatt in Abb. 209 ist ganz entsprechend gestaltet: ähnlich geringe Minderung des ventralen Pollensacks, und der dorsale Lokulus setzt wieder deutlich den Rand der Narbenlamina fort. Die soeben beschriebenen Bildungen deuten in guter Übereinstimmung mit *Sparganium* darauf hin, daß im Karpell die Ventralspreite der Anthere nicht zur Ausbildung gelangt.

Eine böse Überraschung für diesen Deutungsversuch ist die Gestaltung in Abb. 208! Beim rechten Sporophyll liegt wieder eines der häufigen halbseitigen Zwitterblätter vor; die eine Hälfte ist als Theke, die andere als Narbe ausgebildet. Der Rand der Narbe verläuft hier aber deutlich als Grat auf den ventralen Pollensack zu (Pfeil 1) und läßt sich unterhalb dieses Pollensacks als ausgeprägter Saum weiterverfolgen (Pfeil 2). Auf der anderen Blattseite verläuft ein entsprechender Saum in direkter Fortsetzung des Narbenrandes. Zudem sind bei der Anthere des linken Sporophylls die ventralen Pollensäcke größer als die dorsalen. Sollte *Typha* sowohl dem *Sempervivum*- als auch dem *Tofieldia*-Typ folgen können? Doch ehe ein einschränkendes Werturteil über die Typen von Homologiebeziehungen zwischen Frucht- und Staubblatt möglich ist, müssen hier weitere, vor allem anatomische Untersuchungen an umfangreichem Material ansetzen.

B. Zur Blütenökologie von Sparganium und Typha

Da die Blütenökologie der Gattungen *Sparganium* und *Typha* schwerlich interessante Aspekte verspricht, ist sie bisher sehr wenig beachtet worden. Die in der Literatur verstreut vorliegenden Angaben gehen offenbar fast alle auf beiläufig gemachte Beobachtungen zurück und sind nicht selten recht widersprüchlich. Bei beiden Gattungen reicht das Spektrum der Dichogamieangaben von proterogyn bis proterandrisch, wobei die systematisch-morphologischen Werke proterandrisch bevorzugen, während ökologisch orientierte Autoren Proterogynie angeben:

1. proterandrisch
   a) für beide Gattungen: Graebner im Pflanzenreich (1900 a: 6, 1900 b: 7), Rendle (1930: 190 und 193);
   b) für *Typha*: Schur (1951: 193), Dietz (1886 a: 258), Engler (1887 b: 185), Kronfeld (1889 c: 120), Hegi (1906: 111), Warming-Möbius (1929: 255), Ganguly (1959 b: 20), Syllabus (1964: 602);

c) für *Sparganium:* Hegi (1936: 176, Suessenguth hat *Typha* verbessert, *Sparganium* verbösert).

2. proterogyn
   a) für beide Gattungen (alles selbständige Beobachtungen): Knuth (1894: 139, für *Typha* noch unsicher; 1899, **2, 2:** 427), Warnstorf (1896: 54 bis 55), Kerner (1898, **2:** 286), Kirchner (1900; in Kirchner, Loew & Schröter 1908: 367 und 389), Schumann (1904: 497 und 499);
   b) für *Typha* —;
   c) für *Sparganium:* Axell (1869: 115), Focke (1877: 409), Behrens (1880 sq., 1889: 170), Ward (1882), Cook (1962: 252); systematische Werke: Warming-Möbius (1929), Syllabus (1964: 601).

Loew (1908: 367) hält individuelle oder geographische Unterschiede im Verhalten von *Typha* nicht für ausgeschlossen, doch habe ich keine Anhaltspunkte für eine derartige Variabilität in der Dichogamie finden können. Vielmehr scheinen mir die unterschiedlichen Angaben von Systematikern und Ökologen methodische Ursachen zu haben:

Obwohl der männliche Kolbenabschnitt über dem weiblichen liegt, eilt er mit der Ausgliederung seiner Blüten und in deren weiterer Entwicklung entschieden voraus. Wenn sich die Antheren dann schließlich öffnen, haben die Samenanlagen kaum den halben Weg der Einkrümmung vollzogen, und die weibliche Meiose hat noch nicht begonnen (Abb. 177, *T. latifolia*). Doch die Narben waren schon seit längerem belegungsfähig, und die Pollenschläuche sind schon in dem langen Griffelkanal unterwegs (Abb. 26). Die weibliche Anthese im blütenökologischen Sinne beginnt nämlich etwa 3 Tage früher als die männliche, und zwar sobald sich der weibliche Kolben aus den umhüllenden Blättern hervorschiebt. Wenige Stunden nachdem die ersten Narben sichtbar wurden, wenn noch der größte Teil des weiblichen Kolbens von seinem Tragblatt eingehüllt wird, ist schon gekeimter Pollen auf den wenigen freiliegenden Narben nachweisbar *(T. shuttleworthii)*. Die Systematiker und Morphologen haben aber offenbar vom männlichen Entwicklungsvorsprung der Ontogenie her extrapoliert bzw. den Reifezustand der Gametophyten verglichen (z. B. Dietz 1887: 10) und dabei die blütenökologisch entscheidende Narbenreife übersehen.

Diese Deutung der Meinungsverschiedenheit zwischen Ökologen und Systematikern gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß bei den Angaben über Proterandrie von *Typha* niemals — wie es z. B. bei den Proterogynieangaben durch Knuth (1899), Kerner und Schumann geschieht — der Narbenzustand erwähnt wird. Es liegen also im Grunde keine widersprüchlichen Beobachtungen, sondern nur unterschiedliche Schlußfolgerungen durch die Anwendung verschiedener Kriterien vor.

Bei seiner Beschreibung der Proterandrie von *Sparganium* allerdings betont Graebner l. c., daß die Empfängnisfähigkeit der Narben erst nach dem Verblühen der untersten männlichen Köpfchen eintrete, doch steht bei Warns-

TORF, auf den er sich beruft[18], gerade das Gegenteil, nämlich „stark proterogyn". Entsprechende Angaben über Proterandrie bei *Sparganium* fand ich nur bei RENDLE (1930) und im HEGI (1936), und diese geben offensichtlich nur GRAEBNERS Äußerung mit anderen Worten wieder.

Da diese Aussage GRAEBNERS also völlig isoliert einer Vielzahl von gegenteiligen Beobachtungen gegenübersteht (s. o. S. 512, 2 a und c) und die Irrtümer GRAEBNERS in seiner Monographie nicht gerade dünn gesät sind, halte ich es für unwahrscheinlich, daß sich *Sparganium* — selbst ausnahmsweise — verhalten kann, wie es GRAEBNER beschreibt. Es können höchstens, besonders bei *Sparganium simplex* beobachtet, die Narben noch immer erstaunlich frisch aussehen, wenn schon die ersten ♂ Köpfchen verblüht sind.

Hingegen konnte die von GRAEBNER l. c. aus dem Vorkommen einzelstehender Blütenstände mit reichem Fruchtansatz erschlossene Selbstfertilität der Sparganien experimentell von COOK (1962: 252) für *Sparganium erectum* und von mir für *S. simplex* bestätigt werden[19].

Auch für *Typha*, für die bisher nur vage Vermutungen vorlagen, konnte ich Selbstfertilität bei mehreren Arten nachweisen. Die aus Selbstbestäubung hervorgegangenen Samen von *T. shuttleworthii*, welche ich sofort nach der Ernte in Leitungswasser brachte, keimten schon nach ein bis zwei Wochen[20].

Beide Gattungen besitzen also in der Proterogynie eine wirksame Einrichtung zur Begünstigung der Fremdbestäubung, können sich aber bei geringer oder ausbleibender Allogamie einen normalen Fruchtansatz durch einfaches Herunterrieseln des Pollens sichern. Ungeklärt bleibt vorläufig noch das gelegentliche Auftreten von ookarpem *S. erectum*, bei dem von mehreren Autoren vermutet wurde, daß der schlechte Fruchtansatz die abnorme Fruchtgestaltung erlaubt.

Im folgenden seien noch einige Einzelheiten aus der Blütenökologie mitgeteilt, um die beiden Gattungen genauer vergleichen zu können. Die dabei mitgeteilten Daten wurden an den heißen Tagen Mitte Juni 1968 ermittelt, dürften also Minimalzeiten sein.

Wie bei *Typha* so sind offenbar auch bei *Sparganium erectum* und *S. simplex* die Narben schon belegungsfähig, sobald sie sichtbar werden, d. h. sowie die Tragblätter der Zweige bzw. der ♀ Köpfchen abspreizen und die Köpfchen freigeben. In der Regel geschieht das für alle Köpfchen einer Pflanze gleichzeitig, so daß im weiblichen Bereich gar keine Aufblühfolge feststellbar ist, weder zwischen verschiedenen noch innerhalb derselben Köpfchen. Höch-

[18] LOEW (1908: 389) schreibt entsprechend irrtümlich die ganze Äußerung WARNSTORF zu.

[19] Vor dem Abspreizen der Hüllblätter wurde die gesamte Infloreszenz in eine Pergamenttüte eingebunden und mehrere Wochen so belassen.

[20] Wenn der ♂ Infloreszenzabschnitt vor dem Einbinden gekappt wurde, wurden die ♀ Kolben dieser Art rein grauweiß, ein auffälliges Zeichen für den fehlenden Fruchtansatz. Auch besonders graue Stellen an normalen Kolben zeigen geringen Fruchtansatz: Die Narben werden von den Perigonhaaren stärker überragt.

stens die untersten Köpfchen werden etwas später und auch weniger vollständig freigegeben und zeigen nicht selten einen schlechten Fruchtansatz.

Drei bis fünf Tage später beginnt die männliche Anthese. Die Narben sind zu dieser Zeit teilweise schon ± abgetrocknet, weitgehend aber noch recht frisch, wohl in direktem Zusammenhang mit der Bestäubung. Die Antheren öffnen sich mit je einem Längsspalt an den Dissepimenten, wobei in einem Köpfchen geringe Zeitunterschiede auftreten, ohne daß eine Beziehung zur Doppelköpfchenstruktur erkennbar wäre: geöffnete Antheren finden sich regellos über das Köpfchen verstreut. Das Strecken der Filamente erfolgt bei *S. erectum* an allen Antheren von — meist drei bis sieben — benachbarten Köpfchen auffallend gleichmäßig. Wenn bisweilen an einem Köpfchen eine Gruppe benachbarter Stamina den übrigen um einen Tag voraneilt, so ist wiederum keine Beziehung zur Ausgliederungsfolge erkennbar: die Gruppe kann lateral oder terminal sitzen und von verschiedener Größe sein. Verständlicherweise handelte es sich fast stets um das oberste der erblühten Köpfchen, nur einmal waren zwei hintereinanderliegende Köpfchen je zur Hälfte erblüht. Häufiger, und zwar mit Beziehung zur Anlegungsfolge liegt eine Zäsur innerhalb des Endkonglomerats: Der früher erblühende Abschnitt entspricht oft 1 bis 2 ganzen Doppelköpfchen. Schon am zweiten oder dritten Tage oder sogar schon am Ende des ersten Blühtages *(Sparganium erectum)* fallen die Stamina und Tepalen mitsamt den obersten Gewebeteilen des Blütenbodens ab. Bei *Sparganium simplex,* das etwa drei bis vier Wochen später als das noch immer reich blühende *S. erectum* zur Blüte kommt, strecken sich die Antheren eines Köpfchens nicht so gleichmäßig wie bei *S. erectum,* doch auch ohne Beziehung zur PI-Gliederung, z. B. kann ein Streifen von Blüten quer über das Köpfchen voraneilen. Entsprechend der geringen Köpfchenzahl ist die männliche Anthese meist in 2—3 Tagen abgeschlossen.

Die genauer beobachteten Pflanzen von *S. erectum* besaßen an der Hauptachse 6—17 männliche Köpfchen, die an 2—3 Tagen jeden Morgen[21] in Gruppen von 7—2(1) Köpfchen akropetal erblühten. Nur einen, selten zwei Tage blühten die Männchen der Hauptachse allein, dann folgten die Seitenzweige in basipetaler Richtung, also wie bei Bereicherungstrieben. Wenn — wie meistens — zwei Seitenzweige am selben Tag zur Anthese schritten, war deutlich der obere stärker gefördert. An jedem Zweig in sich erfolgte das Aufblühen wieder regelmäßig akropetal, so daß also zuletzt — je nach der Zahl der Zweige und der Witterung vier bis zehn Tage nach Beginn der Anthese — das Endköpfchen des untersten Seitenzweiges an der Reihe war, mit einer Ausnahme: am oberen Ende einer erblühenden Köpfchengruppe blieb bisweilen das vorletzte deutlich tiefer inserierte (einmal mehrere cm) Köpfchen unerblüht und folgte erst mit der nächsten Gruppe einen Tag später[21]. Bei

[21] Nach warmen Tagen; nach einem kühlen und regnerischen Tag erfolgte die Filamentstreckung der blühreifen Köpfchen zögernd und nicht vollständig im Laufe der folgenden 1 bis 2 Tage.

einigen — meist kümmerlichen — Pflanzen blühte das unterste männliche Köpfchen der Hauptachse erst nach den oberen; Ob hier stets Doppelköpfchen oder bisweilen köpfchenartig zusammengezogene dreifach razemöse Seitenzweige vorlagen, ließ sich nicht klären. Nur in einem Fall war die Doppelköpfchennatur so gut wie sicher, da unter dem strittigen Köpfchen ein gestieltes weibliches Köpfchen die Hauptfloreszenz eröffnete.

Aus den vorstehenden Ausführungen über die Aufblühfolge geht zur Genüge hervor, daß sie — fast möchte man sagen unabhängig von der Anlegungsfolge der Blüten — eigenen Gesetzmäßigkeiten gehorcht. Die ausgeprägt sukzedane Ausgliederungsfolge der Blüten in den Doppelköpfchen ist nicht einmal mehr in Spuren zu erkennen, und die dreifach razemöse Struktur der Endköpfchen hindert nicht ein gleichzeitiges Erblühen.

Manche Autoren (Dietz 1887: 49, Schumann 1904: 497, Syllabus 1936) geben Entomogamie an. Gelegentlich sah ich zwar einzelne pollensammelnde Bienen, doch kümmerten sich diese nicht um die weiblichen Köpfchen. Ihr Beitrag zur Bestäubung, besonders der Fremdbestäubung, durch herabrieselnden Pollen, dürfte unbedeutend sein.

Bei *Typha* drängt sich die Anthese auf eine wesentlich kürzere Zeit zusammen als bei *Sparganium*. Binnen acht Tagen hatten die über 30 Kolben eines Kulturbeckens mit *Typha shuttleworthii* ihre Blüte abgeschlossen: am 13. 6. 1968 begann die erste Spatha sich zu lösen und gab die Narben frei, am 16. 6. erblühte der gesamte männliche Abschnitt dieser ersten Pflanze, und am 20. 6. war schon der letzte Kolben ganz erblüht. Ähnlich setzte bei *Typha angustifolia* die sich zurückziehende unterste Spatha am 15. 6. den ersten weiblichen Kolben frei, am 18. 6. stäubte der männliche Kolbenabschnitt dieser Pflanze, und am 22. 6. blühte die dritte und letzte Infloreszenz dieses Beckens nur noch mit der Spitze des männlichen Kolbenabschnittes. Die Aufblühfolge des männlichen Abschnitts bei *T. shuttleworthii* läßt eine akropetale Anlegungsfolge nicht erkennen. Fast die Hälfte der männlichen Kolbenabschnitte war morgens schlagartig erblüht. Bei den übrigen eilte eine beliebig große, beliebig gelegene Gruppe von Stamina um einen Tag voran: ein unterer Abschnitt, ein Spitzenabschnitt oder ein fingernagelgroßes Stück aus der Kolbenmitte. Die volle Anthese jeder Gruppe dauerte nur einen Tag, am nächsten und den folgenden Tagen stäubten nur bei stärkerem Anstoßen noch Reste, die zwischen den Perigonhaaren und den vertrockneten Antheren hängengeblieben waren.

Für einen Vergleich mit den Zeitdauerangaben in der Literatur reichen meine Beobachtungen noch nicht aus, doch lassen sich zusammenfassend schon folgende Beziehungen zwischen den beiden Gattungen erkennen:

Beide Gattungen sind selbstfertil und proterogyn: die Narben sind belegungsfähig, sowie sie von den schützenden Hochblättern freigegeben werden und zwar bei *Sparganium* durch Abspreizen, bei *Typha* durch Abgliedern.

Die männliche Anthese beginnt bei beiden Gattungen wohl frühestens 3 Tage später, während Kerners Beobachtung (1898: 286; s. auch Loew 1908:

368) an *T. minima* mit neun Tagen die längste Verschiebung darstellt. Von *Sparganium* subgen. *Sparganium* über subgen. *Xanthosparganium* zu *Typha* kann man eine Tendenz zur Verkürzung der Blütezeit feststellen.

C. Wie nahe stehen sich die Gattungen Sparganium und Typha?

a) Unterschiede zwischen *Sparganium* und *Typha*

Eine synoptische Tabelle von Merkmalen der Typhaceae, Pandanaceae und Sparganiaceae gibt Ganguly 1959 b: 141—150 (*Sparganium* nach der Literatur, *Typha* weitgehend nach ihren eigenen Untersuchungen, die jedoch nicht selten alte Fehler bestätigen und einige neue hinzufügen, wie das Fehlen der Endothecialfasern und den apikalen Porus der Antheren). Ich möchte mich daher im folgenden auf eigene Beobachtungen beschränken, von denen jene mit § noch auf einer breiteren Untersuchungsbasis geprüft werden müssen.
Die wesentlichen (= auffälligen und ± durchgreifenden) Unterschiede sind fett hervorgehoben.

	Sparganium:	**Typha:**
Wuchsform	aufrecht oder flutend	aufrecht
§Plagiopodien (p. 471)	mit Innovationsknospen	ohne Knospen
Niederblätter	Scheide bisweilen röhrig geschlossen	Scheidenröhre nicht beobachtet
Laubblätter	eine bis mehrere Schichten von Luftkammern	eine Schicht von Luftkammern
Infloreszenz	**aus mehreren Köpfchen**	**meist aus zwei Kolbenabschnitten**
Infloreszenzachse	verzweigt oder „einfach“	„einfach“
Infloreszenztragblätter	bleibend	meist während der Anthese abfallend
Antheren	oblong	oblong bis linear
Filamente	meist frei	meist verwachsen
Filamente nach der Anthese	abfallend	noch längere Zeit bleibend
§Tapetum	achtkernig	nur vierkernig? 8 Kerne noch nicht völlig einwandfrei nachgewiesen
Pollen bei der Anthese	Einzelkörner	Einzelkörner oder Tetradenpollen
♀ PI-Achse letzten Grades	extrem verkürzt, gelegentlich mit pseudoterminalem Pistillrudiment	zum Ramulus verlängert mit mehreren charakteristischen Pistillodien
Pistill	(5-)3—1fächrig sitzend	1fächrig gestielt
Griffel	relativ lang bis fehlend	sehr lang
§Narbe	zottig-papillös	papillenlos, Epidermiszellen höchstens vorgewölbt
Nuzellus	crassinucellat	zart crassinucellat
Frucht	sitzend bis gestielt Schließfrucht: Drupa	gestielt „Öffnungsfrucht“ mit häutigem Pericarp

	Sparganium:	**Typha:**
§Speicherstoffe	Eiweiß, Stärke	Eiweiß, Stärke, Öl
Perigon	**schuppenförmig** (bis haarförmig)	(schuppenförmig bis) **haarförmig**
Verbreitungsökologie	**hydrochor** und endozoochor	**anemochor**

b) Progressionen innerhalb der Gattung *Sparganium*, die sich bei *Typha* fortsetzen

Es bedeuten: **M** = *Sparganium* subgen. *Sparganium* (= *Melanosparganium*)
X = *Sparganium* subgen. *Xanthosparganium*
T = *Typha*

1. Pistill:
   a) **M:** (5—)3—1fächrig → **X:** (2—)1fächrig → **T:** 1fächrig.
2. Karpellnervatur:
   a) **M:** zahlreiche Bündel → **X:** wenige (ca. 6—4) → **T:** 2.
   b) Separation von Ventral- und Dorsalsystem ist bei **M** nicht vollkommen → bei **X, T** wurden Anastomosen zwischen beiden Systemen bisher nicht beobachtet.
3. Karpellstiel:
   a) Bei **M** auch zur Fruchtzeit fehlend → bei **X** zur Blütezeit ± fehlend, zur Fruchtzeit oft etwa von Fruchtlänge → bei **T** schon zur Blütezeit lang, zur Fruchtzeit von mehrfacher Fruchtlänge („Fruchtlänge" meint hier den bauchigen Pistillabschnitt).
   b) Blütenstiel und Karpellstiel gehen kontinuierlich ineinander über: die Tepalen bei *Sparganium* und die Perigonhaare bei *Typha* werden des öfteren unregelmäßig emporgehoben.
4. Reduktion des Endokarps:
   M: dick gerippt → **M, X:** ungerippt dünner → **T:** nur eine Zellschicht mit stark verdickten Wänden.
5. Reduktion des Nuzellus (obere Region):
   S. erectum 6—7schichtig → *S. simplex* 2—3schichtig → *Typha* 2schichtig.
6. Infloreszenz:
   a) **M:** dreifach racemose Seitenzweige zwittrig angelegt → bei *S. simplex* (und bisweilen *S. friesii*?) rein weiblich angelegt (→ bei **T** ♀, falls der ♀ Kolben und/oder die obersten subfloralen Knospen wirklich auf dreifach racemose Äste zurückgehen).
   b) **M:** meist zahlreiche große Seitenzweige → **X:** Seitenzweige kommen nur bei einigen Arten fakultativ zur Entwicklung und sind dann klein und in geringer Anzahl, Rudimente oft schwer von Doppelköpfchen zu unterscheiden → **T:** Vorkommen von Seitenzweigen problematisch.
7. Perigon:
   Zunehmende Zerschlitzung der Tepalen: **M** → **X** → **T**.

c) Wichtigere gemeinsame Merkmale von *Sparganium* und *Typha*

Ökologie:	Sümpfe und Gewässer von meist nur wenigen dm Wassertiefe.
Wuchsform:	Krautige, sympodiale Rhizomgeophyten mit iterativer Innovation.
Geschlechtsverteilung:	Einhäusig diklin, und zwar ♂ über ♀, zwittrige Rudimente selten.

Infloreszenz:	Aus dichtgedrängten Blüten.
Blütenökologie:	Anemophilie, und zwar Proterogynie.
Filamente:	Frei oder verwachsen.
Antheren:	Unvollständiges Dédoublement nicht selten (Abb. 126—138: siamesische Zwillingsantheren).
Konnektiv:	An der Spitze auffallend verbreitert.
Pollentetraden:	Gleiche Mannigfaltigkeit: isobilateral, dekussiert, linear, T-förmig.
Tapetum:	Zellulär mehrkerniges Sekretionstapetum, das erst postmeiotisch periplasmodial wird (sog. falsches Periplasmodium).
Karpellorientierung:	Variabel.
Pistill	Ganze Höhe der Fächer manifest peltat, bei Pseudomonomerie auch der Griffel.
Plazentation:	Pro Karpell eine ventral submarginal entstehende Samenanlage, die bei Pseudomonomerie später ventrallaminal sitzt; anatrop, und zwar hängend apotrop.
Nuzellus:	Deckzelle, Nuzelluskalotte, crassinucellat.
Endosperm	Helobial mit sehr variablem Verhalten der chalazalen Kammer, letztere früher zellig als die mikropylare Kammer.
Frucht	Mit bleibenden Tepalen.
Samendeckel:	Zwei in der Art ihrer Entstehung wohl einmalige Samendeckel (wohl aus sezerniertem Myriophyllin), charakteristisches Integumentverhalten.
Idioblasten:	Auffallende Myriophyllinzellen in allen Organen.
Chromosomenzahl:	n = 15, bei *T. orientalis* n = 30, Briggs & Johnson (1968), Ganguly (1959 a u. b), Tischler & Wulff (1953/63), Kozuharov & coll. (1964), Roscoe (1927), Löve (1948, 1956, 1961).

Einige Literaturangaben, die die nahe Verwandtschaft betonen:

Blattbau:	Pessel (1929), Meyer (1959), Metcalfe (1963).
Leitbündelanatomie:	Cheadle & Tucker (1961).
Embryogenese:	v. Guttenberg (1960).
Palynologie:	Erdtmann (1952).

d) Zur Bewertung der Merkmale von *Typha* und *Sparganium*

Der wichtigste Unterschied zwischen beiden Gattungen liegt in der Verbreitungsökologie: *Sparganium* ist hydrochor und endozoochor, *Typha* anemochor. Fast alle morphologischen Unterschiede hängen damit zusammen, daß *Typha* die Anemochorie erworben hat. Als conditio sine qua non müssen die Infruteszenzen aufrecht stehen, flutende Infloreszenzen und Infruteszenzen, wie sie bei manchen Sparganien vorkommen, sind für Anemochorie fehl am Platze. Der entscheidende Anpassungsvorgang ist der Erwerb eines leistungsfähigen Flugapparates, und hierzu wird eine vorhandene Struktur ausgenutzt: die persistierenden und zur Zerschlitzung neigenden Perigonblätter von *Sparganium*. Die Funktionsübertragung ist wahrscheinlich ganz allmählich in vielen

kleinen Schritten vor sich gegangen: aus wenigen Perigonschuppen entstanden zahlreiche Haare. Die übrigen Anpassungsschritte sind ganz überwiegend Reduktionen, und zwar in zwei Bereichen: 1. notwendige Vereinfachungen am Gynoeceum und 2. beiläufige an der Infloreszenz.

ad 1. Um das Gynoeceum von allem Ballast zu befreien, brauchten in erster Linie nur die Entwicklungstendenzen, die unter dem Einfluß der Anemogamie schon innerhalb der Gattung *Sparganium* wirksam geworden waren, verstärkt zu werden (s. o. S. 517 Progression 1—5). Die Speicherstoffe im Samen müssen konzentrierter sein: Öl bei *Typha*.

ad 2. Die Gestaltveränderung der Infloreszenz kann man als Nebenprodukt der Fruchtanpassung an die Anemochorie bezeichnen: die kleineren, spindelförmigen, dicht in Haare eingepackten Pistille von *Typha* erlauben eine stärkere Kondensation der Infloreszenz als die *Sparganium*-Drupen; diese Möglichkeit spart Material bei gleichen Erfolgschancen und bietet somit einen kleinen Selektionsvorteil, den *Typha* in der Tat genutzt hat.

Eine Neuerwerbung von *Typha* ist die „Öffnungsfrucht"[22]. Der Öffnungsspalt steht nicht in Zusammenhang mit einem Ventralspalt, den es beim normalen *Typha*-Pistill n i c h t gibt, sondern verläuft längs mitten durch den Dorsalnerv: ein Hinweis auf den abgeleiteten Charakter der Öffnungsweise. Zudem ist der Öffnungsmechanismus sehr einfach, die Neuerwerbung also leicht vorstellbar. Es wird eine vorgegebene Schwächestelle benutzt. Zur Blütezeit, wenn der Ventralmedianus erst prokambial angelegt ist, hat das Dorsalbündel seine wichtigste Aufgabe zu erfüllen: die Versorgung der Narbe. Beim Heranwachsen des jungen Samens wird es offenbar überdehnt: Die Ringversteifungen der Bündelreste an den Spalträndern sind ähnlich wie bei den gestreckten Filamenten und im Unterschied zum Ventralbündel in entfernt voneinander liegende Ringe zerfallen.

Das einzige Merkmal, das nicht recht in diese Gedankengänge paßt, findet sich beim Pollen einiger *Typha*-Arten. Es ist der Tetradenpollen der *Typha latifolia*-Gruppe, der *T. minima*-Gruppe und der *T. elephantina*-Gruppe. Da Tetradenpollen bisher bei *Sparganium* nicht bekannt geworden ist, kann man dieses bei einsamigen Pistillen sinnlose Merkmal nicht ohne weiteres als Reminiszenz an die Entomophilie der Vorfahren bezeichnen, wie es Robertson (1904) tut, sondern man muß auch damit rechnen, daß diese Eigenschaft bei *Typha* neu aufgetreten sein könnte. Vielleicht liegt Polyphänie vor. Wie dem auch sei, der systematische Wert dieses Merkmals darf wohl als gering veranschlagt werden, da die genetische Grundlage offenbar einfach ist: Bei *Petunia* soll das Merkmal Tetradenpollen nur durch ein Allel bedingt sein (Skvarla & Larson 1963), und *Typha* × *glauca*, der Hybride *T. latifolia* × *T. angustifolia*, zeigt nebeneinander in einer Anthere Tetraden-, Dyaden- und Monadenpollen.

---

[22] Verbreitungsökologisch liegt keine Öffnungsfrucht vor, da der Same während der Windverbreitung vom Perikarp umhüllt bleibt.

e) Familien-Geschichte der Sparganiaceae

In fast allen künstlichen und natürlichen Systemen vor 1886 stehen die Gattungen *Sparganium* und *Typha* unmittelbar nebeneinander, z. B. sowohl in Linnés Sexualsystem (1753) als auch in seinen Ordines naturales (1738, 1743 und 1764). In den natürlichen Systemen werden sie auf einer Rangstufe zusammengefaßt, die wir heute als Familie bezeichnen.

Aus den wenigen Autoren, die für eine Trennung von *Sparganium* und *Typha* eintreten, ragt C. A. Agardh (1823) hervor, der die beiden Gattungen sogar auf verschiedene Ordnungen[23] verteilt. Allerdings ist er sich bewußt, daß er möglicherweise einen natürlichen Zusammenhang zerreißt, und er sieht seine Anordnung nur als vorläufig an (p. 140). In der Theoria systematis plantarum (1858) stellt sein Sohn J. G. Agardh dann *Sparganium* als eigene Familie Sparganiaceae wieder in die Nähe der Typhaceae. Reichenbach stellte *Sparganium* vorübergehend in die „Alismaceae" neben die Typhaceae (z. B. 1828: 45, 1830/32: 11—12), faßte aber 1847, 8: 1 die Typheen, Sparganieen und Pandaneen als Typhaceen wieder zusammen.

Die übrigen Autoren sind weitgehend unbeachtet geblieben. Mehrfach wurde *Sparganium* als eigene Familie behandelt, ohne daß die Autoren aufeinander Bezug nehmen (Rudolphi 1830: 27, C. H. Schultz 1832: 295, Schur 1851: 204, Kirschleger 1857: 215). Erst die Autorität von Engler verhalf den Sparganiaceae zur allgemeinen Anerkennung. Auch er hatte bei der Aufstellung der Familie im Jahre 1886 a und b (bzw. 1887 c mit Beschreibung) keine Kenntnis von seinen Vorgängern.

Ähnlich wie Kunth (1831: 240), Endlicher (1836/41: 241), Reichenbach (1847) und Bentham & Hooker (1883: 954) sieht Engler in den Pandanaceae die nächsten Verwandten und vereinigt die beiden monotypischen Familien mit ihnen zur Ordnung Pandanales. Dabei stellt er die Pandanaceae in die Mitte zwischen die Typhaceae und die Sparganiaceae, um die Verschiedenheit der beiden krautigen Familien zu betonen. Im Referat eines Vortrags vom 3. 12. 1885 „Ueber die Familie der Typhaceae" faßt Engler (1886 a: 127) knapp die ihm wesentlichen unterscheidenden Merkmale zusammen. Er weist darauf hin, „dass die Gattung *Sparganium* sich von *Typha* wesentlich unterscheide:

1) durch die auf Achsen II.—IV. Grades stehenden Inflorescenzen [gemeint: Blüten],
2) durch das Vorhandensein eines deutlichen, oft aus 2 Kreisen gebildeten Perigons,
3) durch häufig aus 2 Carpellen gebildete Gynoecien (es ist hierbei keineswegs an Verwachsung zweier Blüten zu denken),
4) durch das Fehlen eines Samendeckels.

[23] Ordnungen im heutigen Sinn, classis bei Agardh. Er stellt *Sparganium* zu den Najadeae, die vor allem Helobiae umfassen, in die prima classis Macropodae (p. 124), und *Typha* bildet die Typhinae in der tertia classis Glumiflorae (p. 139).

Es wurde ferner dargethan, dass *Sparganium* den Pandanaceen näher stehe, als die Gattung *Typha*, und dass es sich empfehle, *Sparganium* als Vertreter einer eigenen Familie anzusehen."

Nach den vorliegenden Untersuchungen sind alle diese Unterschiede hinfällig:

ad 1) Auch bei *Typha* ist noch zu erkennen, daß die ♀ Blüten an Achsen 3. (vielleicht sogar 4.) Grades sitzen (cf. p. 467—468). Unverständlich ist, wie ENGLER auf die richtige Angabe 4. Grades für *Sparganium* kommt, (die er 1887 c: 192 wiederholt), da er nicht wissen konnte, daß es sich bei den Köpfchen um Dibotryen handelt, und da die Köpfchenachsen höchstens als Achsen 3. Grades vorkommen.

ad 2) „. . . dass die Trichome am Grunde der männlichen und weiblichen Blüten bei *Typha* entschieden nicht als Perigon gedeutet werden können" (ENGLER 1886 a: 127), ist „entschieden" zu viel behauptet. Es handelt sich weit eher um ein stark modifiziertes Perigon als um de novo entstandene Emergenzen (p. 480). Man vergleiche die im gleichen Maßstab gezeichneten Abbildungen 41—68 mit der Äußerung ENGLERS (1887 c: 192): „Während bei der bisher immer mit *Sparganium* in dieselbe Familie gestellten Gattung *Typha* keine Spur einer Blh. [=Blütenhülle] nachzuweisen ist, ist dieselbe bei *Sparganium* in den Bl. beiderlei Geschlechtes vorhanden." [Sperrung von mir.] Die Deutung der ♂ Haare als Perigon ist zwar bei *Typha* nicht besser gesichert als das ♂ Perigon von *Sparganium* (cf. Pseudanthien-Theorie p. 489 und U. MÜLLER-DOBLIES 1969: 379), doch das weibliche Perigon von *Typha* und die Blattnatur beider Haargebilde ist so sicher wie nur weniges aus der Morphologie von *Typha*.

ad 3) Auch hier irrt ENGLER, wenn er meint, daß bei dimeren *Sparganium*-Gynoeceen „keineswegs an Verwachsung zweier Blüten zu denken" sei. Neben dimer syncarp organisierten Gynoeceen kommen nicht selten unregelmäßige Verwachsungen vor. Im übrigen hat dieses Merkmal keinen großen trennenden Wert, da die meisten *Sparganium*-Arten nur 1karpellige (letzte Reduktionsstufe der Pseudomonomerie) Pistille besitzen.

ad 4) Die Angabe ist falsch. 1887 a: 156 will er auf diesen Unterschied nicht verzichten und formuliert: „bei *Sparganium* eine andere Art der Entwicklung und eine andere Bedeutung des Samendeckels als bei *Typha*." Nach noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen ist offenbar gerade die Entstehungsweise des doppelten Samendeckels das beste Merkmal, das die beiden Gattungen *Sparganium* und *Typha* verbindet und gegen alle in ihrem Samenbau bekannten (fide NETOLITZKY 1926) Gattungen abgrenzt.

5) Als weiteren Unterschied zwischen *Typha* und *Sparganium* führt ENGLER (1887 a: 156) an, daß „die Blattnatur bei beiden Gattungen recht verschieden" sei, ohne diese Aussage näher zu begründen oder jemals wieder zu erwähnen.

Nach den vorstehenden Ausführungen kann man wohl nicht übersehen, wie selbst für Engler (zwischen 1885 und 1892) die Unterschiede zwischen beiden „Familien" erheblich zusammengeschrumpft sind. Noch deutlicher wird das aus zwei kleinen Sätzen Englers von 1887 und 1892: „Es ist mir aber schlechterdings unmöglich, außer der Stellung der Samenanlage noch andere Eigentümlichkeiten zu finden, welche auf eine engere Zusammengehörigkeit der beiden Gattungen hinwiesen" (1887 a: 156). Dagegen liest man 1892: 10: „Daß die Typhaceae und Sparganiaceae viel Gemeinsames haben, ist zweifellos; aber beide stehen den [Druckfehler verbessert] Pandanaceae in gleicher Weise nahe, so daß man auch alle drei nach dem Vorgange Reichenbach's in eine einzige Familie vereinigen könnte." Ob Engler noch 1892 für die Sparganiaceae eingetreten wäre, wenn er sie nicht selbst vorher aufgestellt und mehrfach publiziert hätte?

Obwohl also Engler selbst schon wenige Jahre, nachdem er die Sparganiaceae in das botanische Schrifttum einführte, nicht mehr sehr überzeugend für sie eintritt, haben in der Folgezeit fast alle systematischen Lehr- und Handbücher sowie die Floren die Familie Sparganiaceae übernommen, und zwar ohne ihre Berechtigung zu diskutieren. Offenbar ist der Unterschied im Habitus der Infloreszenz ausreichend, um — auf die Publikation in den „natürlichen Pflanzenfamilien" hin — die Anerkennung der Sparganiaceae durchzusetzen.

Als Ausnahmen unter Systematikern weiß ich nur H. Hallier zu nennen, der z. B. 1912: 230/231 *Sparganium* in die Typhaceae einbezieht, und das Handbuch von Warming-Möbius (1929). Häufiger hingegen werden *Typha* und *Sparganium* von Morphologen als eine Familie behandelt: von Čelakovský noch einmal (1896: 80), von Goebel (1931:221), von Velenovsky (1910, 3: 892) und von F. Saccardo, der 1895 in einer allerdings recht fehlerhaften Untersuchung energisch für die Wiedervereinigung der beiden Gattungen in einer Familie eintritt, was vermutlich zur langen Anerkennung der Typhaceae s. l. in Italien führte: Fiori (1896—1898 und 1923—1925), Baroni (1932, 1955). In Frankreich belassen Coste (1906) und Douin in Bonniers Flora (etwa 1934) ebenfalls beide Gattungen in einer Familie. Unter deutschen Lokalfloren findet sich dieses Vorgehen bei Meyer, van Dieken u. Leege (1937).

f) Typhaceae s. l.

Für den Fortschritt der botanischen Systematik ist es im Grunde belanglos, ob man zwei benachbarte Familien zu einer zusammenfaßt oder aus einer Familie zwei benachbarte macht. Die verwandtschaftlichen Beziehungen bleiben dieselben, und die Ranghöhe ist mehr eine Vereinbarung als eine objektiv faßbare Größe.

Aus dieser Sicht gesehen war es nur ein „Fortgang" der Wissenschaft (Merxmüller 1963: 81) als z. B. Schultz 1832 und Schur 1851 die Sparganiaceae neben die Typhaceae stellten, aber ein potentieller echter Fortschritt

als Engler die wiederum neu aufgestellten Sparganiaceae durch die Pandanaceae von den Typhaceae trennte. Doch nahezu alle Autoren, die die Pandanales in Englers Umfang anerkennen, haben diese Umstellung rückgängig gemacht, da ihnen Englers Anordnung den objektiv feststellbaren Beziehungen zu widersprechen schien. Geblieben ist der weitgehend subjektive Aspekt von Englers Systematik, die eigene Familie für die Gattung *Sparganium*. Die objektiv faßbaren Unterschiede, auf denen Engler seine Begründung für eine eigene Familie der Sparganiaceae aufbaute, sind zerronnen: Perianthverhältnisse, Verzweigungsgrad der Infloreszenz, Zähligkeit des Gynoeceums und Samendeckelbau. Mir scheint, auch ein überzeugter Splitterer kann beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse die Familie der Sparganiaceae nicht mehr verteidigen. Beim Samenschalenbau müßte zwar noch genau untersucht werden, ob *Sparganium* hier Reduktionen aufweist, die es nicht erlauben, *Typha* unmittelbar von ihm abzuleiten; aber aus allen übrigen Merkmalsbereichen kann man mit hoher Wahrscheinlichkeit schließen, daß *Sparganium* und *Typha* nicht eine dritte Gattung als gemeinsamen Vorfahren haben, sondern daß der Ahne von *Typha* die Gattung *Sparganium* selbst war, eventuell sogar eine dem rezenten *S. simplex* nahestehende Sippe. Bei diesem engen Anschluß kann man sogar zögern, die beiden Gattungen in verschiedene Tribus zu stellen, geschweige denn in eigene Unterfamilien oder gar Familien.

In der Terminologie von Hennig (1966) handelt es sich bei den Übereinstimmungen von *Typha* und *Xanthosparganium* um Synapomorphien gegenüber der Untergattung *Sparganium*. Nach seiner konsequent phylogenetischen Methode hätte man also Veranlassung, *Typha* als Schwestergruppe von *Sparganium* subgen. *Xanthosparganium* anzusehen und das subgen. *Sparganium* beiden zusammen gegenüberzustellen.

Das Widerstreben gegen ein solches Verfahren hat wohl eine tiefere Ursache als nur ein Vorurteil aus mangelnder Gewöhnung: Der Schritt von Hydrochorie bei *Sparganium* zu Anemochorie bei *Typha* ist so bedeutend in seinen Umgestaltungen, daß es ein Unding wäre, die Gattung *Sparganium* zu zerreißen, um den einen Teil mit *Typha* zu verbinden. Es scheint mir wesentlicher, die Evolutionsgeschwindigkeit und den morphologischen Abstand mit den althergebrachten Gattungsgrenzen anzudeuten, als eine möglichst genaue relative Chronologie im System auszudrücken.

Beschreibung der Typhaceae Juss. 1789 s. orig.

(In den gesperrt hervorgehobenen Merkmalen unterscheiden sich die beiden Gattungen *Sparganium* und *Typha*; die gesperrt kursiv geschriebenen Merkmale gelten nur für die mannigfaltigere Gattung *Sparganium*.)

Ausdauernde krautige Sumpf- und Wasserpflanzen, die dem Bauplan von sympodialen Rhizomgeophyten mit iterativer Innovation entsprechen. Horizontale Rhizomabschnitte wenige mm bis mehrere m lang, mit ± entfern-

ten Schuppenblättern distich besetzt; aufrechte Endabschnitte der sterilen Sprosse verdickt, ca. 1 bis wenige cm lang (selten länger: *T. minima*) mit einer Rosette aus langen, schmalen ganzrandigen, distich angeordneten Laubblättern, deren scheidige Basen alle jüngeren Blattbasen umgreifen (Scheinstamm, Krautstamm), diese Blätter aufrecht, *schwimmend oder submers flutend*, bandförmig ganzrandig, alle mit axillären Ausläuferknospen.

Stengel der terminalen Infloreszenz mit wenigen Laubblättern (selten nur mit Schuppenblättern: *T. minima*), scheinbar unverzweigt *bis einfach verzweigt*. Gesamtblütenstand aus getrenntgeschlechtigen, racemos angeordneten Köpfchen (und zwar Doppel- oder Dreifachköpfchen) oder einem zweiteiligen, unten weiblichen und oben männlichen, komplexen Kolben bestehend.

Kleine anemogame Blüten, bis auf seltene Ausnahmen ohne Rudimente des anderen Geschlechts, in zweifach bis dreifach racemosen Partialinfloreszenzen dicht gedrängt. Die Zahl der Blütenorgane besonders bei den männlichen Blüten innerhalb jeder Infloreszenz sehr wechselnd. Perigon aus Schuppen mit ganzem oder zerschlitztem Rand oder in Haargebilde aufgelöst[24], den Stamina superponiert. Männliche Blüten aus 1—8 Stamina mit z. T. ± stark verwachsenen Filamenten, seltener auch verwachsenen Antheren. Fruchtknoten coenocarp bis pseudomonomer, 1—2-*(selten 3-, bei einer fossilen Sparganium-Art bis 5-)*fächrig. Narben bifazial, lineal bis oval, auf *gemeinsamem* Griffel, selten bis *kugelig sitzend*, der Zahl der Karpelle entsprechend.

Eine ventral-median-laminale, submarginal (marginal?) angelegte, anatrope und zwar apotrop-hängende Samenanlage in jedem Karpell. Hydrochore Steinfrucht oder anemochores häutiges „Nüßchen" mit bleibendem Perigon, der Karpellzahl entsprechend 1—2-*(selten 3-)*samig, doppelter Samendeckel an der Mikropyle.

Zusammenfassung

A. Infloreszenzmorphologie von Typha

1. Entgegen bisherigen Angaben widerspricht die Ontogenie der *Typha*-Infloreszenz nicht der *Sparganium*-Theorie, sondern ist die beste Stütze für die Achselsproßnatur eines jeden Kolbenabschnitts: Der weibliche Kolben und die unteren männlichen Partialkolben von *Typha* werden nämlich als ringförmiges Achselmeristem der Hochblätter („Spathen") angelegt und beim Längenwachstum der Internodien zum zylinderförmigen Infloreszenzboden mitgestreckt. Damit erhält die *Sparganium*-Theorie, die aus Bildungsabweichungen von *Typha* und dem Vergleich der *Typha*-Partialkolben mit den ± stengelumfas-

[24] Dieser Unterschied zwischen beiden Gattungen ist jedoch nicht durchgreifend (s. o. S. 517 und 481, vgl. Abb. 41—49 mit Abb. 50—68).

senden Köpfchen von *Sparganium* erschlossen worden war, ihre ontogenetische Grundlage.

2. In mehreren Blattachseln unterhalb der Infloreszenz finden sich rudimentäre florale Meristeme:

a) in den obersten 1(—2) Achseln meist ein geschlossenes ringförmiges Meristem, das sich gelegentlich zum zweiten (bis dritten) weiblichen Kolben entwickelt.

b) In den darunter anschließenden Achseln findet sich das Ringmeristem in variabler, aber charakteristischer Weise aufgegliedert. Die Teilmeristeme können durch je ein adossiertes Vorblatt und ein distiches Folgeblatt die Organisation von collateralen Beiknospen annehmen (Abb. 3 u. 4).

3. Andeutungen einer Dreigliederung, seltener Fünfgliederung, wie bei den letztgenannten subfloralen Achselknospen finden sich auch am weiblichen Kolben (Abb. 34 u. 35). Die Zahl der Verzweigungsgrade im weiblichen Kolben bleibt problematisch (S. 468; die weiblichen Blüten stellen mindestens Achsen 4. Grades dar).

4. Die Infloreszenzhauptachse und die Ramuli des weiblichen Kolbens, die mit den einfach racemosen Partialinfloreszenzen des *Sparganium*-Köpfchens vergleichbar sind, enden offen.

5. Im Sinne von Troll's Typologie handelt es sich um eine polytele Synfloreszenz, näherhin um eine Rumpfsynfloreszenz, wie der Vergleich mit *Sparganium* wahrscheinlich macht.

B. Blütenmorphologie von Typha

6. Bei den Haargebilden am Grunde der Staminalgruppen und am Stiel der Pistille sowie bei den „Brakteenhaaren" der weiblichen Blüten in der Sektion *Bracteolatae* handelt es sich zweifellos um trichomartige Blattderivate. Diese Auffassung wurde schon von Čelakovský eingehend begründet, hat aber in unserem Jahrhundert fast keine Beachtung gefunden. Zu den Argumenten Čelakovský's werden hinzugefügt: Reduktionserscheinungen an den Gefäßsträngen (Abb. 60, 73, 89, 104), die allgemeine Verbreitung von Zerschlitzungserscheinungen an Hochblättern und Haargebilden (Abb. 39, 40, 50—56, 61—64, 69—71, 74—82, 88—91), der genauere Vergleich mit *Sparganium simplex* (Abb. 41—68) und Übergangsblätter zwischen Stamina und Tepalen bei *Sparganium* und *Typha* (Abb. 210—215).

7. Für die Haargebilde im männlichen Infloreszenzabschnitt kann wahrscheinlich gemacht werden, daß es sich (zumindest überwiegend) um ein reduziertes Perigon handelt: Die deutlich superponierten Tepalen sind oft gabelig geteilt oder in bis zu 6 getrennte Haarzipfel aufgelöst.

8. Die Organisation der Staminalgruppen deutet überwiegend auf ihren Blütencharakter. Was den morphologischen Wert der „Träger" anlangt, so

wurden keine Hinweise für ihre Achsennatur sondern nur für ihre Blattnatur (verwachsene Filamente) gefunden (S. 490).

♂ Blütenformel: P 0—3(—8) | A (1—3(—8))

9. Die Perigonhaare der weiblichen Blüte werden in 4—1 leicht unregelmäßigen Kreisen angelegt, wobei oft mehrere Perigonhaare eine gemeinsame Basis besitzen (Abb. 106, 107, 77—78).

10. Es wird histogenetisch beschrieben, wie der Blütenscheitel zum (pseudo-)terminalen Karpell wird. Die Orientierung des einzigen Karpells ist nicht adaxial, sondern variabel (Diagramme Abb. 26, 28 und 29).

♀ Blütenformel: P ∞ in 4 → 1 Kreisen G (1)

11. Die Pistillodien haben trotz ihrer sehr abweichenden Gestalt die gleiche Organisation wie die fertilen Pistille; die Samenanlage ist verkümmert (Abb. 180).

12. Die submarginal (oder marginal, je nach der Definition) an der Querzone ausgegliederte Samenanlage sitzt später ventral-median-laminal in dem bis zur Narbe ascidiat geschlossenen Pistill. Bei Bildungsabweichungen kann je eine Samenanlage an den seitlichen Karpellrändern submarginal inseriert sein (Abb. 190 u. 199).

13. Di- und trimere Pistille treten nur als ausgeprägte Bildungsabweichungen auf (Abb. 193, 194). Bei normalen Pistillen kann — jedenfalls bei reduzierten Gynoeceen — ein zweites Karpell nicht mit eigenen subepidermalen Initialzellen an der Ventralwand beteiligt sein, und somit ist die äußerste Reduktionsstufe der Pseudomonomerie erreicht.

14. Staminokarpelle und Fruchtknoten mit einem angegliederten Staubblatt zeigen, bei beiden Gattungen, daß die Antherenregion der Narbe und das Filament dem Ovar entsprechen.

C. Blütenökologie von Sparganium und Typha

15. Entgegen zahlreichen Angaben sind beide Gattungen proterogyn; bei *Typha* stehen die Samenanlagen allerdings zur Zeit der Bestäubung erst kurz vor der Reifeteilung. Die Aufblühfolge wird beschrieben.

D. Systematik

16. Unterschiede, Gemeinsamkeiten und Progressionen im Infloreszenz- und Blütenbereich werden für beide Gattungen zusammengestellt (S. 516—518). Von den fünf unterscheidenden Merkmalen, mit denen Engler die Aufstellung der *Sparganiaceae* begründete und ihre Anerkennung durchsetzte, sind drei falsch und zwei wertlos (S. 521). Die wenigen verbleibenden, allerdings z. T. augenfälligen Unterschiede lassen sich weitgehend als Anpassung der Gattung *Typha* an die Anemochorie verstehen. Sie liegen weit unter einer Mindestforderung für getrennte Familien. Die Familie *Sparganiaceae* wird eingezogen, und die *Typhaceae* s. l. werden beschrieben.

Résumé

A. Morphologie de l'inflorescence de Typha

1. Contrairement aux conclusions des recherches ontogéniques antérieures, l'ontogénie de l'inflorescence des Massettes n'est pas en contradiction avec la théorie dite du *Sparganium*, mais au contraire elle fournit les meilleures preuves de l'origine axillaire de chaque portion de l'épi qui se trouve entre deux feuilles: dans l'ontogénie de *Typha*, l'épi femelle et chacun des épis mâles inférieurs commencent leur développement sous forme d'un méristème annulaire dans l'aisselle des «spathes». Au cours de la croissance, ces anneaux s'allongent et prennent la forme d'un cylindre qui représente le réceptacle de l'inflorescence. Ces observations ajoutent la base ontogénique aux arguments tératologiques et comparatifs sur lesquels Čelakovský avait fondé sa «théorie du *Sparganium*».

2. Au-dessous de l'inflorescence il y a plusieurs aisselles avec des méristèmes floraux rudimentaires:

a) dans l'aisselle la plus apicale (plus rarement dans les deux aisselles les plus apicales), il y a en général un méristème en forme d'anneau ininterrompu; exceptionnellement ces méristèmes peuvent développer un second ou même un troisième épi femelle.

b) dans les aisselles plus basses, le méristème annulaire est fragmenté d'une manière variable mais assez caractéristique. En développant quelquefois une préfeuille adossée et même une deuxième feuille abaxiale les méristèmes partiaux peuvent pendre l'organisation de bourgeons collatéraux (fig. 3 et 4).

3. On peut aussi trouver des indices d'une tripartition (fig. 34; plus rarement d'une division en cinq parties, fig. 35) sur l'épi femelle lui-même. Le nombre des ramifications (le degré de ramification) qui se trouvent incorporées dans l'épi femelle reste douteux (une fleur femelle représente au minimum un axe du quatrième degré).

4. L'axe principal de l'inflorescence et les ramules (ce terme remplace le mot trompeur de «pedicelles») sont des axes indéfinis.

5. Dans la terminologie typologique de Troll (surtout 1964) *Typha* a une synflorescence polytélique; la comparaison avec *Sparganium* démontre qu'il s'agit vraisemblablement d'une synflorescence tronquée.

B. Morphologie florale de Typha

6. Les structures piliformes qui sont insérées à la base des groupes staminaux et sur les pédoncules des fleurs femelles, ainsi que celles qui se trouvent sur les ramules chez les espèces de la section *Bracteolatae*, c'est-à-dire tous les «poils» de l'inflorescence sont sans aucun doute des feuilles très réduites. Cette interprétation a déjà été démontrée en détail par Čelakovský, mais elle fut presque complètement oubliée dans notre siècle. Quelques obser-

vations nouvelles sont ajoutées à l'argumentation de Čelakovský: la réduction des vaisseaux (fig. 60, 73, 89, 104), la tendance à la scission chez les feuilles et les structures piliformes (fig. 39, 40, 50—56, 61—64, 69—71, 74—82, 88—91), la comparaison détaillée avec *Sparganium simplex* (fig. 41—68) et des structures intermédiaires entre étamines et tépales chez *Sparganium* et *Typha* (fig. 210—215).

7. Les structures piliformes de la partie mâle de l'inflorescence constituent vraisemblablement, au moins dans leur grande majorité, un périgone réduit.

8. L'organisation des groupes staminaux parle surtout en faveur de leur nature florale. En ce qui concerne la valeur morphologique des petits porte-anthères, il n'y a pas d'indices d'une nature axiale, mais seulement d'une nature foliaire (filets soudés).

Formule florale mâle: P 0—3(—8) | A (1—3(—8))

9. Les poils périanthaires des fleurs femelles naissent suivant 4 à 1 verticilles un peu irréguliers; il arrive souvent que plusieurs «poils» aient une base commune (fig. 77—78, 106 et 107).

10. La transformation de l'apex floral en carpelle (pseudo-)terminal est décrite du point de vue histogénique (fig. 156—174). L'orientation du carpelle solitaire n'est pas adaxiale, comme l'indiquent toutes les descriptions, mais est très variable (toutes les directions sont possibles, v. les diagrammes fig. 26, 28 et 29).

Formule florale femelle: P ∞ en $4 \rightarrow 1$ verticilles G $\underline{(1)}$

11. Malgré leur apparence bien différente, les pistillodes ont absolument la même organisation que les pistils fertiles; l'ovule est rudimentaire (fig. 180).

12. L'ovule naît sur la Querzone d'une manière submarginale (ou marginale, suivant la conception adoptée pour la notion de marge), et se trouve bientôt dans une position laminale (médio-ventrale), étant donné que le pistil développé montre une structure ascidiée (peltée, Troll 1932 etc., Guédès 1966 b) jusqu'au stigmate bifacial. Dans des cas tératologiques il se peut que chacun des deux bords formant la fente ventrale porte un ovule submarginal (fig. 190 et 199).

13. Des pistils dimères et trimères se trouvent seulement tératologiquement (fig. 193, 194). Chez les pistils normaux on peut exclure la possibilité — au moins chez les pistils réduits (= pistillodes) — qu'un deuxième carpelle prenne part dans la formation de la paroi ventrale du pistil, même sous forme d'une seule cellule sous-épidermique. Il s'agit donc du stade le plus réduit de la pseudomonomérie.

14. Des stamino-carpelles et des pistils avec une étamine incorporée montrent, chez les deux genres, que la région de l'anthère correspond au stigmate et que le filet correspond à la région ovarienne.

C. Biologie florale chez Sparganium et Typha

15. Contrairement à de nombreuses descriptions, les deux genres sont protérogyns; cependant chez Typha, lors de la pollinisation, les ovules n'ont pas encore commencé la méiose. Le mode d'épanouissement de l'inflorescence est décrit.

D. Conclusions systématiques

16. Les caractères floraux différentiels et communs, ainsi que les progressions de la région florale ont été réunis dans des tableaux synoptiques. Parmi les cinq caractères différentiels sur lesquels Engler a fondé la famille des Sparganiacées trois caractères sont faux et deux sans valeur. Il est vrai que les quelques différences qui existent entre les deux genres sont très évidentes, mais elles s'expliquent assez facilement par l'adaptation de *Typha* à l'anémochorie. Elles ne suffisent pas du tout pour la distinction de deux familles. La famille des Sparganiacées est supprimée et les Typhacées au sens large (incl. *Sparganium*) sont décrites.

Summary

A. Morphology of the inflorescence of Typha

1. Contrary to previous reports the ontogeny of the *Typha* inflorescence does not contradict the "theory of Sparganium", but proves to support it. In the ontogeny of *Typha*, the female spike and each of the lower male partial spikes arise as a ring-shaped meristem in the axil of the so-called spathes and they then are stretched in the course of longitudinal growth to a cylindrical receptacle. Thus the *Sparganium*-theory, which had been deducted from deformities of *Typha* and from the comparison of the partial spikes with the ± amplexicaul heads of *Sparganium*, has now been given an ontogenetic base.

2. In several axils below the inflorescence there are rudimentary floral meristems:

a) in the uppermost 1(—2) axils there is generally a continuous ring-shaped meristem, which rarely develops into a second (or third) female spike.

b) in the lower axils the ring-shaped meristem is interrupted in a variable but characteristic way. The partial meristems may develop an adaxial prophyll and an abaxial second scale leaf and thus adopt the organisation of collateral buds (fig. 3 and 4).

3. Indications of a subdivision into three or, more rarely, five portions corresponding to the structures in the lower axils, are also to be found in the female spike itself (fig. 34, 35). The number of ramifications in the female spike remains doubtful (a female flower represents an axis of the fourth or fifth degree).

4. The main axis of the inflorescence and the ramuli (the usual term "pedicels" being misleading) of the female spike are indefinite.

5. According to Troll's typology, *Typha* has a polytelic synflorescence, more precisely a truncate synflorescence, as is indicated by comparison with *Sparganium*.

B. Floral morphology of Typha

6. The hairy structures inserted at the base of the staminal groups and on the peduncles of the female flowers as well as the so-called bracteoles on the ramuli in the section *Bracteolatae* are without any doubt hairlike derivatives of phyllomes. This interpretation has already been shown, in detail, by Čelakovský, but has been almost completely overlooked in this century. Several facts are added to the arguments of Čelakovský: reduction of vessels (fig. 60, 73, 89, 104), the common tendency of partition in leaves and hairy structures (fig. 39, 40, 50—56, 61—64, 69—71, 74—82, 88—91), the detailed comparison with *Sparganium simplex* (fig. 41—68) and intermediate structures between stamens and tepals in *Sparganium* and *Typha* (fig. 210—215).

7. The hairy structures of the male portion of the spike represent probably a reduced perianth.

8. The organisation of the staminal groups points predominantly to their floral nature. Concerning the morphology of the small pillar bearing the anthers, no indications of an axial nature but only those of a foliar nature (connate filaments) were to be found.

Formula of the male flower: P 0—3(—8) | A (1—3(—8))

9. The perigone hairs of the female flower originate in 4 to 1 somewhat irregular whorls; several perigone hairs often have a common base (fig. 77—78, 106—107).

10. The development of the flower apex into the (pseudo-)terminal carpel is described in a histogenetic manner (fig. 156—174). The orientation of the single carpel is not adaxial, as previously reported, but variable (diagramms of fig. 26, 28 and 29).

Formula of the female flower: P ∞ in $4 \rightarrow 1$ whorls G $\underline{(1)}$

11. In spite of their very different shape the pistillodes have the same organisation as the fertile ovaries; the ovule is atrophied (fig. 180).

12. The ovule originates at the ventral-median-(sub)marginal zone (Querzone) and is inserted later on in a ventral-median-laminal position in the carpel which is continuous (ascidiate) up the style to the stigma. Abnormally, each of the two carpel borders forming a ventral slit may bear an ovule in a submarginal position (fig. 190, 199).

13. Dimerous and trimerous ovaries are found only as abnormalities (fig. 193, 194). In normal ovaries — at least in the reduced ones of pistillodes — it is impossible for a second carpel, even with a single subepidermal cell of its own, to occur in the ventral wall of the fertile carpel. Thus pseudomonomery has reached the last stage of reduction.

14. Staminocarpels and ovaries with an adnate stamen demonstrate in both, *Typha* and *Sparganium*, that the anther corresponds to the stigma, and the filament to the ovary.

C. Floral phenology of Sparganium and Typha

15. Contrary to numerous reports both the genera are protogynous. The sequence of flowering is described.

D. Classification

16. Differences and common characteristics in the morphology of flowers and inflorescences are listed for both the genera. The five different characters by which Engler justified the family Sparganiaceae are wrong or, in two cases, without any significance (p. 521). The few remaining but very obvious differences may be explained to a large extend as an adaptation of *Typha* to anemochory. They are far beyond the minimum of differences to be required for separated families. The family Sparganiaceae is dropped and the Typhaceae s. l. have been described.

Literatur

Es wird durch einige Hinweise versucht, die Benutzung des Literaturverzeichnisses als Bibliographie der Typhaceae zu erleichtern. Nur Arbeiten mit Originalbeiträgen wurden gekennzeichnet:

M = Morphologie; ME = Embryologie; MO = Ontogenie; MP = Palynologie; MZ = Zytologie; ÖB = Blütenökologie; Sy = Überlegungen zur Systematik; (?) = es ist zweifelhaft, ob ein Originalbeitrag vorliegt; § = nicht gesehen.

Agardh, C. A. (1823): Aphorismi botanici **10**. — Lund. Sy
Agardh, J. G. (1858): Theoria systematis plantarum. — Lund. Sy
Ascherson, P. (1864): Flora der Provinz Brandenburg. — Berlin. M (?)
Axell, S. (1869): Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning. — Stockholm. ÖB
Bailey, L. H. (1949): Manual of cultivated plants. — New York[2].
Baroni, E. (1932): Guida botanica d'Italia. — Bologna[2].
— (1955)[3].
Behrens, W. J. (1880): Methodisches Lehrbuch der Botanik für höhere Lehranstalten. — Braunschweig. ÖB
— (1889)[4].
Benson, L. (1957): Plant Classification. — Boston.
Bentham, G., & Hooker, J. D. (1883): Genera plantarum **3**. — London. Sy
Besecke, W. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Aufbau pflanzlicher Stacheln. — Diss. Göttingen.
Braun, A. (1851): Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. — Leipzig.
Briggs, Barbara G., & Johnson, L. A. S. (1968): The Status and Relationships of the Australasian Species of *Typha*. — Contr. N. S. Wales Nat. Herbarium **4**: 57—69. M, MZ
Campbell, D. H. (1911): Plant life and evolution. — New York. Sy

Čelakovský, L. (1885): Ueber die Inflorescenz von *Typha*. — Flora **68** = NF **43:** 617—630. M

— (1891): Ueber die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium*. — Österr. Bot. Z. **41:** 117 etc. in Fortsetzungen bis 272. M, Sy

— (1894 b): Das Reductionsgesetz der Blüthen, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. — Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. **1894,** 1—142 (*Typha* u. *Sparganium* p. 136).

— (1896): Über den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. — Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. **50:** 1—91. M, Sy

Chater, A. O., & Brummit, R. K. (1966): Subspecies in the works of Christiaan Hendrik Persoon. — Taxon **15:** 143—149.

Cheadle, V. I., & Tucker, J. M. (1961): Vessels and Phylogeny of Monocotyledoneae. In: Recent Advances in Botany **1:** 161—165 M

Clapham, A. R., Tutin, T. G., & Warburg, E. F. (1962): Flora of the British Isles. — Cambridge[2].

Cook, C. D. K. (1962): *Sparganium erectum* L. — J. Ecol. **50:** 247—255. M, ÖB

Core, E. L. (1955): Plant Taxonomy. — Englewood Cliffs.

Coste, H. (1906): Flore descriptive et illustrée de la France 3. — Paris (Nachdruck 1937).

Crespo, Susana, & Pérez-Moreau, R. L. (1967): Revisión del género *Typha* en la Argentina. — Darwiniana **14:** 413—429. M

Dahlgren, K. V. O. (1918): Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Typha latifolia* L. — Svensk Bot. T. **12:** 207—211. ME

Diels, L. (1942): Die Stämme des Pflanzenreichs. — In: Handbuch der Biologie **4:** 268—426.

Dietz, S. (1886 a): Die Blüthen- und Fruchtentwickelung bei den Gattungen *Typha* und *Sparganium*. — Természetrajzi füzetek **10:** 254—262 (ung. Text **10:** 85—90). MO, Sy

— (1886 b): fast idem. — Bot. Cbl. **28:** 26—30, 56—60.

— (1887): Ueber die Entwickelung der Blüthe und Frucht von *Sparganium* Tourn. und *Typha* Tourn. — Bibl. Bot. **5:** 1—59. MO, Sy

Döll, J. Ch. (1857): Flora des Grossherzogthumes Baden. — Carlsruhe **1:** 443—449. M

Douin, R. (o. J.): Typhaceae. — In: Bonnier, Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique **11.** — Paris.

Dupont (1834): Observations sur le *Typha*. — Ann. Sci. Natur. Sér. II **1:** 57—60. M

Eckardt, Th. (1937): Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. — Nova Acta Leopold. **5.** M

— (1941): Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. — Bot. Arch. **42:** 289—334.

— (1964 a): Zum Blütenbau der Angiospermen in Zusammenhang mit ihrer Systematik. — Ber. Dt. Bot. Ges. **76:** (38)—(49). ME

— (1964 b): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. — Phytomorphology **14:** 79—92.

— (1964 c): Pandanales. — In: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien 2: 598—602. — Berlin[12].

Eichler, A. W. (1875): Blüthendiagramme **I.** — Leipzig. M

Emberger, L. (1960): Les végétaux vasculaires. In: M. Chadefaud & L. Emberger, Traité de Botanique. — Paris.
Endlicher, S. (1836/41): Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. — Wien. Sy
Engler, A. (1875): Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen. — Jb. wiss. Bot. **10:** 275—316.
— (1886 a): Ueber die Familie der Typhaceae. — Bot. Cbl. **25:** 127. M, Sy
— (1886 b): Führer durch den Königlich Botanischen Garten der Universität zu Breslau. — Breslau.
— (1887 a): Litteraturbericht. — Bot. Jb. **8:** Lit.-Ber. 155—158. M, Sy
— (1887 b) („1889"): Typhaceae. — Natürliche Pflanzenfamilien **2** (**1**): 183—186. M, Sy
— (1887 c): Sparganiaceae. — ibid. p. 192. M, Sy
— (1889): Sparganiaceae. — ibid. p. 193. M, Sy
— (1892): Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen. — Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin **1892:** 1—55 (*Typha* p. 9—11). M, Sy
— (1926): Angiospermae. Kurze Erläuterung der Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse. — Natürliche Pflanzenfamilien **14**a.
— (ed. Diels, L.) (1936): Syllabus der Pflanzenfamilien. — Berlin[11].
Erdtmann, G. (1952): Pollen Morphology and Plant Taxonomy. — Uppsala. MP
Faegri, K., & van der Pijl, L. (1966): The principles of pollination ecology. — Toronto. ÖB (?)
Fassett, N. C., & Calhoun, Barbara (1952): Introgression between *Typha latifolia* and *T. angustifolia*. — Evolution **6:** 367—379. M
Fernald, M. L. (1950): Gray's Manual of Botany. — New York[8].
Fiori, A. (1896—1898): Flora analitica d'Italia **1**. — Padova.
— (1923—1925): Nuova Flora analitica d'Italia **1**. — Firenze.
Firbas, F. (1939): Spermatophyta. In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (begründet von E. Strasburger & coll.). — Jena.
— (1967): Stuttgart[29].
Focke, W. O. (1877): *Sparganium affine* Schnzln. und *Sp. Borderi* n. sp. — Abh. Naturwiss. Ver. Bremen **5:** 407—409. ÖB
Fritsch, K. (1897): Excursionsflora für Oesterreich. — Wien[1].
— (1922): Wien[3].
Ganguly, Bidyut (1959 a): Chromosome numbers in Pandanales. — Curr. Sci. **28:** 82. MZ
— (1959 b): Studies in morphology, embryology, cytology of Pandanales. — Calcutta. MOEZ, ÖB, Sy
Gèze, J.-B. (1910 a): Le *Typha angustata* dans les Bouches-du-Rhône. — Bull. Soc. Bot. Fr. **57:** 87—88. M
— (1910 b): Le *Typha domingensis* Pers. (sensu amplo). — Bull. Soc. Bot. Fr. **57:** 457—461. Sy
— (1911): Le *Typha angustata* dans la partie occidentale du Bassin Méditerranéen.
— Bull Soc. Bot. Fr. **58:** 211—216. Sy
— (1912): Études botaniques et agronomiques sur les *Typha* et quelques autres plantes palustres. — Villefranche-de-Rouergue. M
Glück, H. (1919): Blatt- und blütenmorphologische Studien. — Heidelberg.
Godet, Ch.-H. (1853): Flore du Jura. — Neuchâtel. M (?)
Goebel, K. (1882 a): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. III Ueber die Anordnung der Stamina in einigen Blüthen. — Bot. Ztg. **40:** *Typha* 393—394, 403—407. [Falls Fig. 45—53 von derselben Art stammen, dürfte

T. angustifolia vorliegen; jedenfalls können Fig. 45—48 wegen der ♂ Perigonhaare und der Häufigkeit „verzweigter Stamina" nicht zu *T. minima* gehören.]

— (1882 b): Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie. — Leipzig.

— (1884): Vergleichende Entwicklungsgeschichte. In: Schenk, Handbuch der Botanik **3**, 1.

— (1928): Organographie der Pflanzen **1**. — Jena[3].

— (1931): Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). — Jena. M

Graebner, P. (1900 a): Typhaceae. — Pflanzenreich **2** (= IV. 8): 1—18. — Leipzig. M, Sy

— (1900 b): Sparganiaceae. — Pflanzenreich **2** (= IV. 10): 1—26. — Leipzig. M, Sy

Graef, P. E. (1955): Ovule and embryo sac development in *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. — Amer. J. Bot. **42:** 806—809. ME

Greuter, W. (1968): Notulae nomenclaturales et bibliographicae. 3. Considérations sur les taxons infraspécifiques et leur désignation. — Candollea **23:** 87—97.

Cuédès, M. (1965): Sur la morphologie des stamino-carpelles. — C. R. Acad. Sci. **260:** 2064—2067.

— (1966 a): Homologies du carpelle et de l'étamine chez *Tulipa gesneriana* L. — Österr. Bot. Z. **113:** 47—83.

— (1966 b): Réflexions sur la Notion de Carpelle Pelté. — Beitr. Biol. Pfl. **42:** 393—423.

— (1966 c): Le carpelle du *Prunus paniculata* Thunb. (*P. serrulata* Lindl.). Ses modifications morphologiques dans les fleurs doubles et sa signification. — Flora, Abt. B **156:** 464—499.

— (1968): Homologies de l'étamine et du carpelle chez *Veronica subsessilis* (Miq.) Carr. (*Veronica longifolia* L. var. *subsessilis* Miq.). — Bot. Jb. **88:** 382 ff.

Guédès, M., & Dupuy, P. (1963): Dégradations des caractères diplophylle et pelté dans les pièces hermaphrodites de *Sempervivum tectorum* L. subsp. *eu-tectorum* Wettst. — Bull. Soc. Bot. Fr. **110:** 282—296.

Guttenberg, H. v. (1960): Embryologische Studien an Monokotyledonen III. Die Embryogenese von *Triglochin maritimum* L., *Arum maculatum* L. und *Typha latifolia* L. — Flora **149:** 243—281. ME, Sy

Hall, H. C. (1825): Flora Belgii septentrionalis. — Amsterdam. M (?)

Hallier, H. (1912): L'Origine et le Système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néerl. Sci. Exact. Natur., Sér. III B, **1:** 146—234. Sy

Hamann, U. (1958): Morphologische und histogenetische Studien an *Veronica*-Arten I. Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. — Bot. Jb. **78:** 69—118.

— (1960): Morphologische Beobachtungen an *Hebe diosmifolia* (Scrophulariaceae), besonders ihren Infloreszenzen. — Bot. Jb. **79:** 405—427.

Hayek, A. (ed. F. Markgraf) (1933): Prodromus Florae peninsulae Balcanicae **3**. — Berlin.

Hegi, G. (1906): Illustrierte Flora von Mitteleuropa **1**. — München.

— (ed. Suessenguth) (1935)[2].

Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics. — Urbana, Chicago, London.

Hess, H. E., Landolt, E., & Hirzel, Rosemarie (1967): Flora der Schweiz **1**. — Basel & Stuttgart.

Hiepko, P. (1965): Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. — Bot. Jb. **84:** 359—508.
Hieronymus, G. (1872): Einige Bemerkungen über die Blüthe von *Euphorbia* und zur Deutung sogenannter axiler Antheren. — Bot. Ztg. **30:** 169 etc. in Fortsetzungen bis 214.
Hofmeister, W. (1870): Ueber die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose. — Bot. Ztg. **28:** 477—478 (= Anhang über *Typha*-Infloreszenz). MO
Hutchinson, J. (1934): The families of flowering plants. **2.** Monocotyledons. — Oxford. Sy
— (1959)[2].
Hylander, N. (1953): Nordisk Kärlväxtflora **1.** — Stockholm.
Irmisch, Th. (1850): Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. — Berlin. M
Jussieu, A. L. de (1789) (reprint 1964): Genera plantarum. — Paris. Sy
Kerner v. Marilaun, A. (1898): Pflanzenleben **2.** — Leipzig & Wien[2]. ÖB
Kirschleger, F. (1857): Flore d'Alsace **2.** — Strasburg, Paris. Sy (?)
Kittel, M. B. (1853): Taschenbuch der Flora Deutschlands. — Nürnberg[3].
Knuth, P. (1894): Blumen und Insekten auf den nordfriesischen Inseln. — Kiel & Leipzig. ÖB
— (1899): Handbuch der Blütenbiologie **2, 2.** — Leipzig. ÖB
Koch, W. D. J. (1844): Synopsis florae germanicae et helveticae **2:** 786. — Frankfurt/M.[2]
§Kožuharov, S., & Kuzmanov, B. (1964): Chromosome numbers of some Bulgarien plant species. — Annu. Univ. Sofia **57,** Biol. **11:** 103—109. MZ
Kronfeld, M. (1887) („1886"): Über den Blüthenstand der Rohrkolben. — Sitz.-Ber. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Cl. **94** (1. Abt.): 78—109. M
— (1889 a): Heterogamie von *Zea Mays* und *Typha latifolia.* — Sitz.-Ber. Zool. Bot. Ges. Wien **39:** 21. ÖB
— (1889 b): Ueber vergrünte Blüten von *Typha minima.* — Ber. Dt. Bot. Ges. **7:** (41). M
— (1889 c): Monographie der Gattung *Typha* Tourn. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **39:** 89—190. M, Sy
— (1894): Typhaceae. In: Flora brasiliensis **3** (3): 638—642. M, Sy
Kunth, K. S. (1831): Handbuch der Botanik. — Berlin. M, Sy
— (1841): Enumeratio plantarum . . . **3.** — Stuttgart & Tübingen. M, Sy
Lawrence, G. H. M. (1951): Taxonomy of vascular plants. — New York.
Leinfellner, W. (1962): Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata.* I. Zu Karpellen verbildete Staubblätter. — Österr. Bot. Z. **109:** 1—17.
Lindley, J. (1833): Nixus plantarum. — London. Sy
Linnaeus, C. (1738, 1743, 1764): Fragmenta methodi naturalis. Bzw. Ordines naturales. — Aus den § Classes plantarum 1738 als Anhang zu: Genera plantarum ed. 3 („2"), Paris und ed. 6, Leiden sowie im reprint der Species plantarum, London 1959. Sy
— (1753): Species plantarum **2** p. 971. — Stockholm.
Loew, E. (1908): Typhaceae, Sparganiaceae. In: Kirchner, O., Loew, E., & Schroeter, C.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas **1.** — Stuttgart. M, ÖB
Löve, A., & Löve, Doris (1948): Chromosome Numbers of northern plant species. — Reykjavik. MZ
— — (1956): Cytotaxonomical Conspectus of Icelandic Flora. — Acta Horti Gotoburg. **20:** 65—290. MZ

— — (1961): Chromosome numbers of central and northwest European plant species. — Opera Bot. (Lund) **5:** 1—581. MZ

Lotsy, P. J. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte **3**, *Cormophyta siphonogamia.* — Jena. Sy

Magnol, P. (1720): Novus character plantarum. — Montpellier. M

Merxmüller, H. (1963): Systematik der Spermatophyta. In: Fortschritte der Botanik **25:** 81—139.

Metcalfe, C. R. (1963): Comparative Anatomy as a Modern Botanical Discipline. With special reference to recent advances in the systematic anatomy of monocotyledons. In: Advances in Botanical Research **1:** 101—147. — London & New York. M

Meyer, F. J. (1959): Beiträge zur Kenntnis der Assimilationsgewebe. II. Isodiametrische Assimilationszellen. — Ber. Dt. Bot. Ges. **72:** 25—36. M

Meyer, W., Dieken, J. van, & Leege, O. (1937): Pflanzenbestimmungsbuch für Oldenburg-Ostfriesland und ihre Inseln. — Oldenburg.

Morong, Th. (1888): Studies in the Typhaceae. — I. *Typha*, II. *Sparganium.* — Bull. Torrey Bot. Club **15:** 1—8 und 73—81. M

Müller-Doblies, Ute (1969): Über die Blütenstände und Blüten sowie zur Embryologie von *Sparganium.* — Bot. Jb. **89:** 359—450. MOE

Netolitzky, F. (1926): Anatomie der Angiospermen-Samen. — Handbuch der Pflanzenanatomie **10**. — Berlin.

Parlatore, F. (1852): Flora Italiana **2**. — Firenze. M (?)

Payer, J.-B. (1857): Traité d'Organogénie comparée de la fleur. — Paris. MO

Pessel, A. (1929): Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Blätter von *Sparganium ramosum* und *Typha latifolia.* — Diss. Marburg. M

Pool, R. J. (1941): Flowers and Flowering Plants. — New York & London[2].

Porter, C. L. (1959): Taxonomy of Flowering Plants. — San Francisco & London.

Pulle, A. A. (1952): Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten. — Utrecht[3]. [(1950)[2] idem für *Typha*, §(1938)[1]]

Puri, V. (1961): The classical concept of Angiosperm carpel: a reassessment. — J. Ind. Bot. Soc. **40:** 511—524.

Rauh, W. (1954 a): Familiendiagnosen. In: Schmeil-Fitschen, Flora von Deutschland. — Heidelberg[64] .

— (1954 b): Unsere Sumpf- und Wasserpflanzen. — Heidelberg[3] u. [4].

Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig[2].

Rendle, A. B. (1930): The Classification of Flowering Plants. I. Gymnosperms and Monocotyledons. — Cambridge[2].

Reichenbach, H. G. L. (1828): Uebersicht des Gewaechs-Reichs. — Leipzig.

— (1830/32): Flora germanica excursoria. — Leipzig.

— (1847): Deutschlands Flora **8**. Sy

Richard, A. (1833): Observations sur la famille des Typhacées. — Arch. Bot. **1:** 198—199. M

— (1846): Nouveaux éléments de Botanique. — Paris[7].

Richard, L. C. (1833 posth.): Reliquiae Richardianae ad analysin botanicam spectantes: *Typha latifolia.* — Arch. Bot. **1:** 193—198. M

Ridley, H. N. (1930): The Dispersal of Plants throughout the World. — Ashford, Kent.

Robertson, Ch. (1904): The structure of the flowers and the mode of pollination of the primitive Angiosperms. — Bot. Gaz. **37:** 294—298. Sy

Robyns, W. (1958): Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi. Spermatophytes. Tableau analytique des familles. — Bruxelles.

Roessler, H. (1967): Typhaceae. In: Merxmüller, H. (ed.) Prodromus einer Flora von Südwestafrika. — Lehre.

Rohrbach, P. (1869): Über die Blüthen-Entwickelung von *Typha*. — Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin **1869:** 35—36. [idem :Bot. Ztg. **27:** 860—861] MO

— (1870 a) („1869"): Ueber die europäischen Arten der Gattung *Typha*. — Verh. Bot. Ver. Brandenburg **11:** 67—104. MO

— (1870 b): Die Samenknospe der Typhaceen. — Bot. Ztg. **28:** 479—480. MOE

Rohweder, O. (1967): Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **77:** 376—432.

Roscoe, M. V. (1927): Cytological studies in the genus *Typha*. — Bot. Gaz. **84:** 392—406. MZ

Rothmaler, W. (1956): Exkursionsflora. — Berlin.

Rudolphi, F. K. L. (1830): Systema orbis vegetabilium. — Greifswald. Sy

Ruthe, J. F. (1834): Flora der Mark Brandenburg und der Niederlausitz. — Berlin.

Rydberg, P. A. (1932): Flora of the Prairies and Plains of Central North America. — New York.

Saccardo, F. (1895): Ricerche sull'anatomia delle Typhaceae. — Malpighia **9:** 3—30. M, Sy

Sachs, J. (1870): Lehrbuch der Botanik. — Leipzig[2].

Sass, J. E. (1951): Botanical Microtechnique. — Iowa[2].

Saunders, Edith (1929): On Carpel Polymorphism III. — Ann. Bot. **43:** 459—481. M

Schaffner, J. H. (1897): The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. — Bot. Gaz. **24:** 93—102. MOE

Schinz, H., & Keller, R. (1900): Flora der Schweiz. — Zürich.

— (1905)[2].

— (1909)[3].

Schnizlein, A. (1843—46): Iconographia familiarum naturalium regni vegetabilis . . . **1.** — Bonn. M, Sy

— (1845): Die natuerliche Pflanzen-Familie der Typhaceen mit besonderer Ruecksicht auf die deutschen Arten. — Nördlingen. M, Sy

— (1849): Ueber den Blüthenstand bei *Typha*, erläutert durch einige Missbildungen. — Bot. Ztg. **7:** 897—900. M

Schultz, C. H. (1832): Natürliches System des Pflanzenreichs nach seiner inneren Organisation, nebst einer vergleichenden Darstellung der wichtigsten aller früheren künstlichen und natürlichen Pflanzensysteme. — Berlin.

Schumann, K. (1904): Praktikum für morphologische und systematische Botanik. — Jena. M, ÖB

Schur, F. (1851): Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Gattung: *Typha* L. — Verh. Mitt. Siebenbürg. Ver. Naturwiss. Hermannstadt **2:** 177—195 und 198—208. M, Sy

Skvarla, J. J., & Larson, D. A. (1963): Nature of cohesion within pollen tetrads of *Typha latifolia*. — Science **140:** 173—175. MP

Steffen, H. (1940): Flora von Ostpreußen. — Königsberg.

Takhtajan, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. — Jena.

— (1966): Systema et phylogenia Magnoliophytorum. — Moskau (russ.).

Thomé (1903): Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz **1.** — Gera.

Thompson, J. (1961): Typhaceae. In: Flora of New South Wales. — Contr. N. S. Wales Nat. Herbarium, Fl. Ser. **6:** 63—64.

Tischler, G., & Wulff, H. D. (1953—1963): Angewandte Pflanzenkaryologie. In: Handbuch der Pflanzenanatomie **2,** Erg.-Bd. — Berlin[2]. MZ

Tournefort, J. P. (1700): Institutiones rei herbariae. — Paris[2]. M

Troll, W. (1932): Morphologie der schildförmigen Blätter. — Planta **17:** 153—314.
— (1959): Allgemeine Botanik. — Stuttgart[3].
— (1964): Die Infloreszenzen I. — Stuttgart.
Uphof, J. C. Th., & coll. (1962): Plant Hairs. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie **4, 5.** — Berlin.
Velenovsky, J. (1905—1913): Vergleichende Morphologie der Pflanzen. — Prag. M, Sy
Vollmann, F. (1914): Flora von Bayern. — Stuttgart.
Ward, L. F. (1882): Proterogyny in *Sparganium eurycarpum.* — Bot. Gaz. **7:** 100. ÖB
Warming, J. E. B. (1871): Er koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand? — Diss. Kopenhagen.
— (1873): Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. — Hanstein Bot. Abh. **2.**
— (1890): Handbuch der systematischen Botanik. — Berlin.
Warming, J. E. B., & Möbius, M. (1902)[2]: Handbuch der systematischen Botanik. — Berlin.
— (1911)[3].
— (1929)[4].
Warnstorf, C. (1896): Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. — Verh. Bot. Ver. Brandenburg **38:** 15—63. ÖB
Weberling, F. (1955): Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. — Beitr. Biol. Pflanzen **32:** 27—105.
— (1958): Die Bedeutung blattmorphologischer Untersuchungen für die Systematik (dargestellt am Beispiel der Unterblattbildungen). — Bot. Jb. **77:** 458—468.
— (1967): Nebenblattbildungen als systematisches Merkmal. — Naturwiss. Rdsch. **20:** 518—525.
Wettstein, R. von (1924): Handbuch der Systematischen Botanik. — Leipzig und Wien[3].
— (1935)[4]. Sy
Wilson, P. (1909): Typhaceae. In: North American Flora **17 (1):** 3—4.
Wit, H. C. D. de (1965): Knaurs Pflanzenreich in Farben. Höhere Pflanzen **2.** — Zürich.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 22. Oktober 1968.

Anschrift des Verfassers:
Dietrich Müller-Doblies, Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie, Berlin 33, Königin-Luise-Str. 6—8.

Die benutzten Abkürzungen sind auf S. 454—455 zusammengestellt.

Abb. 1—9. Gestaltung von Achselprodukten im Infloreszenzbereich. *Typha latifolia.*
1 Infloreszenzkegel, an dem gerade schon die prospektive Bedeutung der Internodien erkennbar ist.
2—9 Subflorale Achselprodukte von je 1 Infloreszenz. Die Narben der Stengelblätter sind durch Strichlinien markiert. In Abb. 2/1, 3/1 und 9 ist die ganze Achsel in eine Ebene ausgebreitet worden, die Gegenachsel von Abb. 3/3 und /4 sowie 4/1 und /2 ist jeweils leer. ↑ bezeichnet die Achsel, ↓ die Gegenachsel. Alle freien Blattränder sind dick ausgezogen.
Abb. 10. *Sparganium simplex,* zweilappiges, mehrfach zerschlitztes Vorblatt eines unteren ♀ Köpfchens.

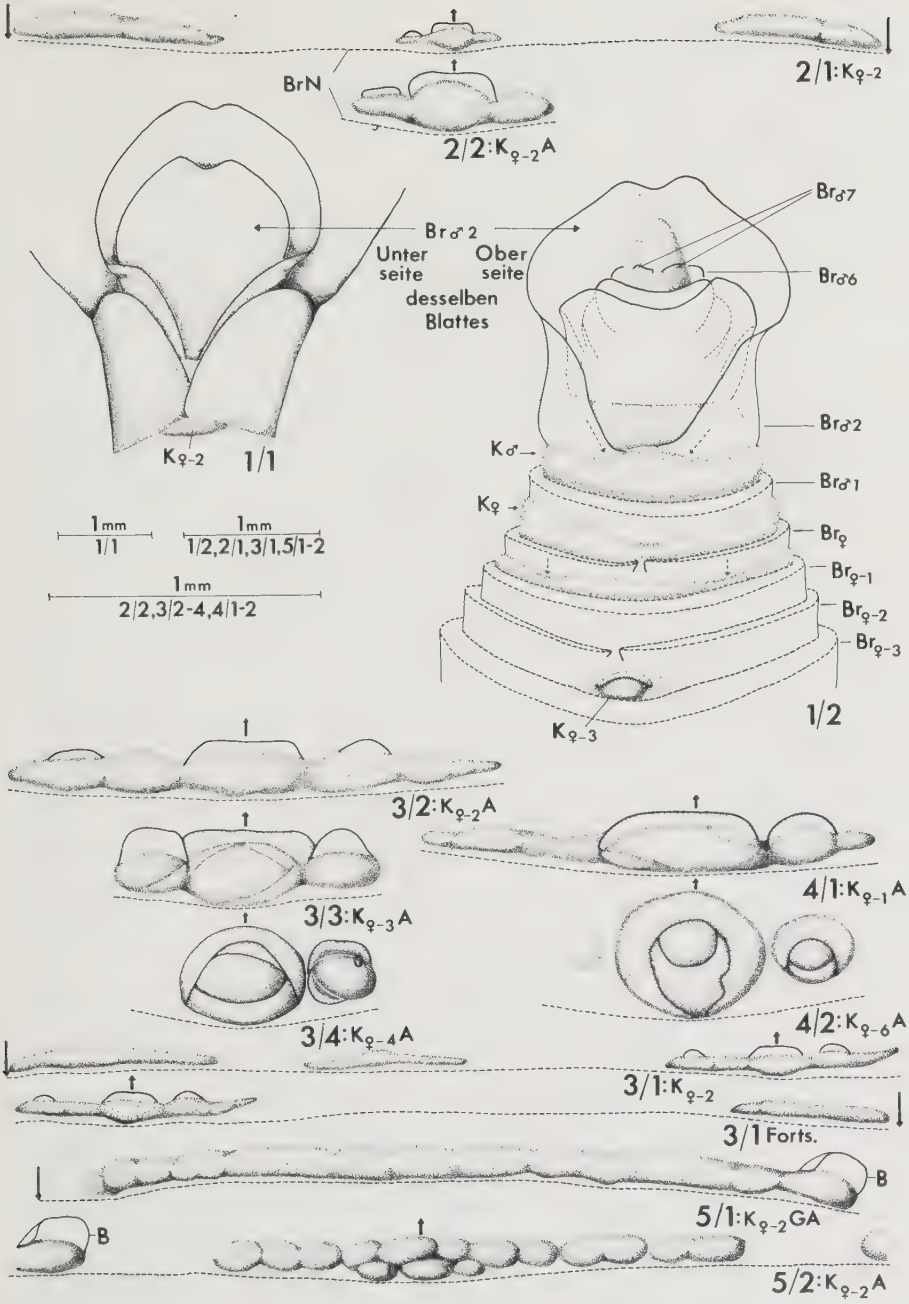


Abb. 1—5. Gestaltung von Achselprodukten im Infloreszenzbereich (Legende s. gegenüber).

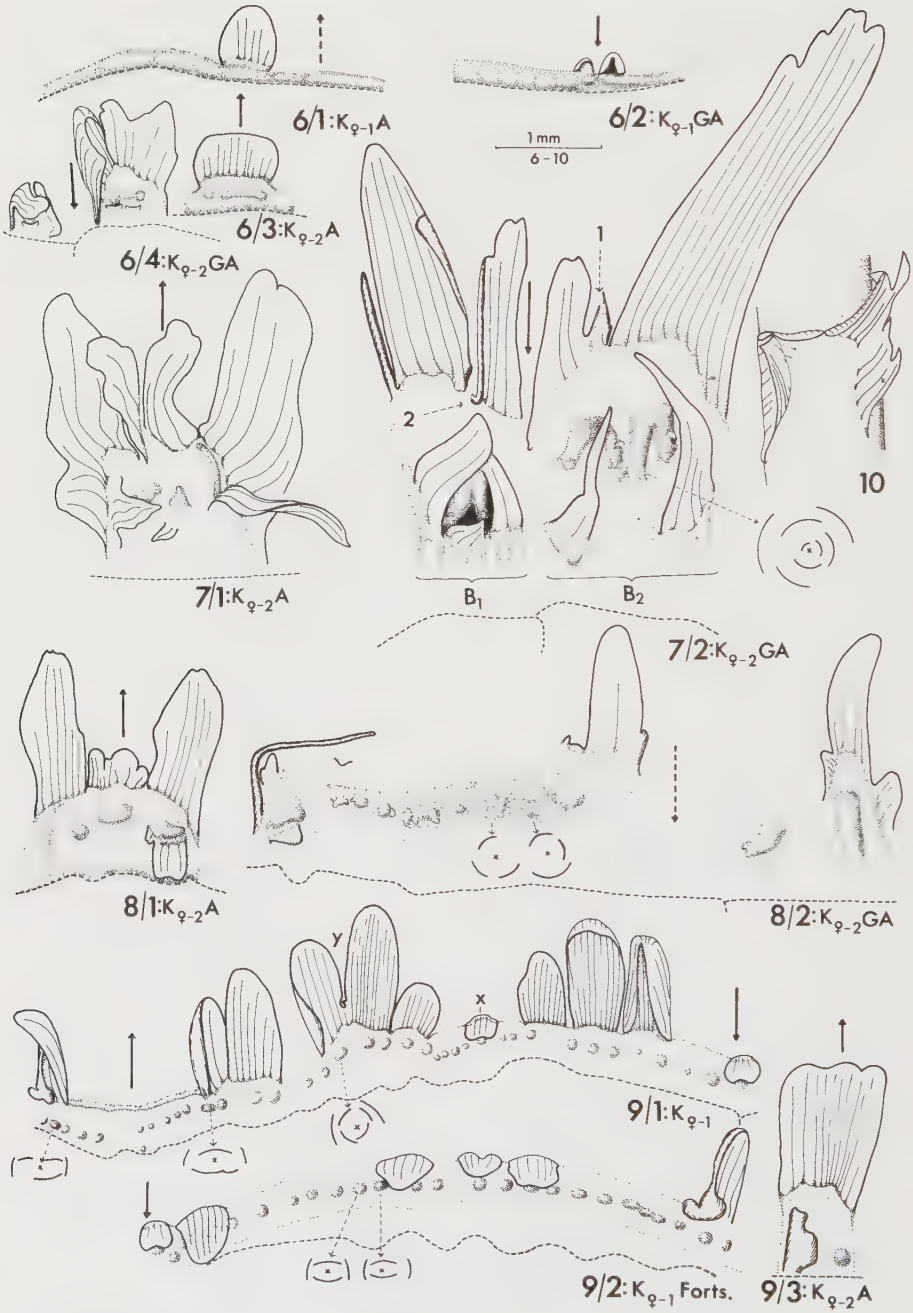


Abb. 6—10. Gestaltung von Achselprodukten im Infloreszenzbereich (Legende s. S. 538).

Abb. 11—16. Zur Histogenese des weiblichen Kolbens *Typha latifolia*.

11 Medianer Längsschnitt durch den unteren Teil einer Infloreszenz zur Zeit der Höckerausgliederung auf dem weiblichen Infloreszenzboden. Blattscheiden in der Gegenachsel gestrichelt. Detailzeichnungen aus dieser Schnittserie sind fein punktiert umrandet; dicke Punktlinie = Grenze der Kolbenabschnitte.

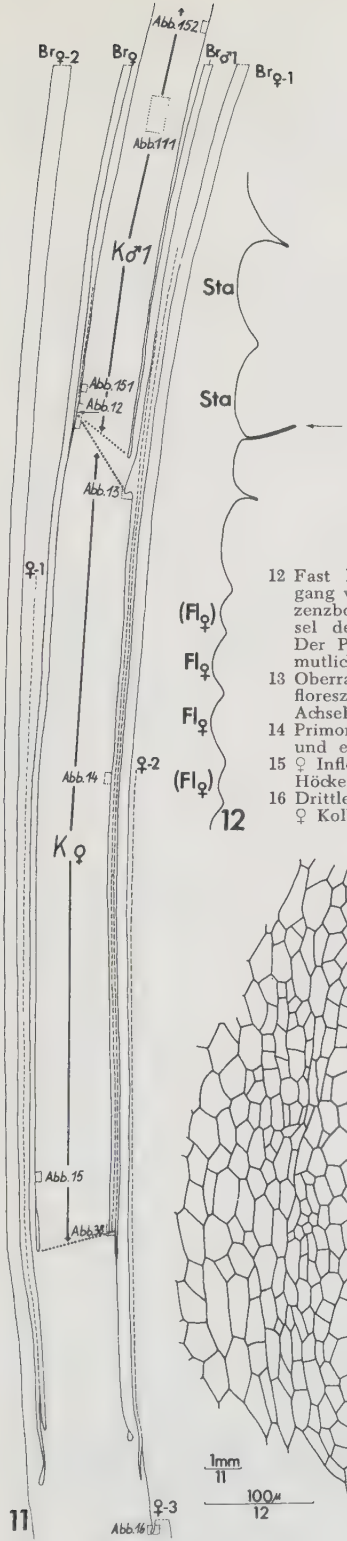
12 Fast kontinuierlicher Übergang vom ♀ zum ♂ Infloreszenzboden in der Gegenachsel des ersten ♂ Knotens. Der Pfeil markiert die vermutliche Grenze.

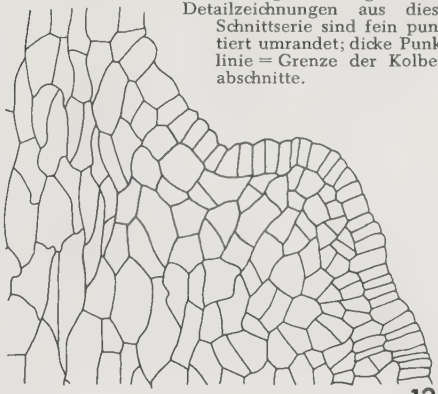
13 Oberrand des weiblichen Infloreszenzbodens unter der Achsel des ersten ♂ Knotens.

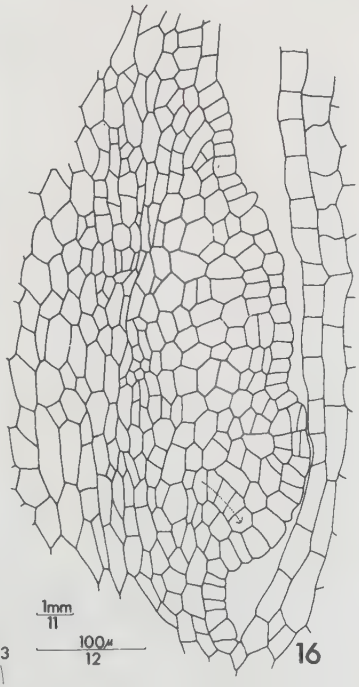
14 Primordien eines Ramulus und einer ♀ Blüte.

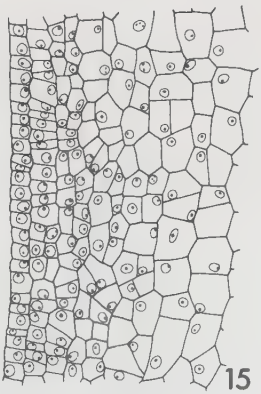
15 ♀ Infloreszenzboden vor der Höckerbildung.

16 Drittletzte Achsel unter dem ♀ Kolben.









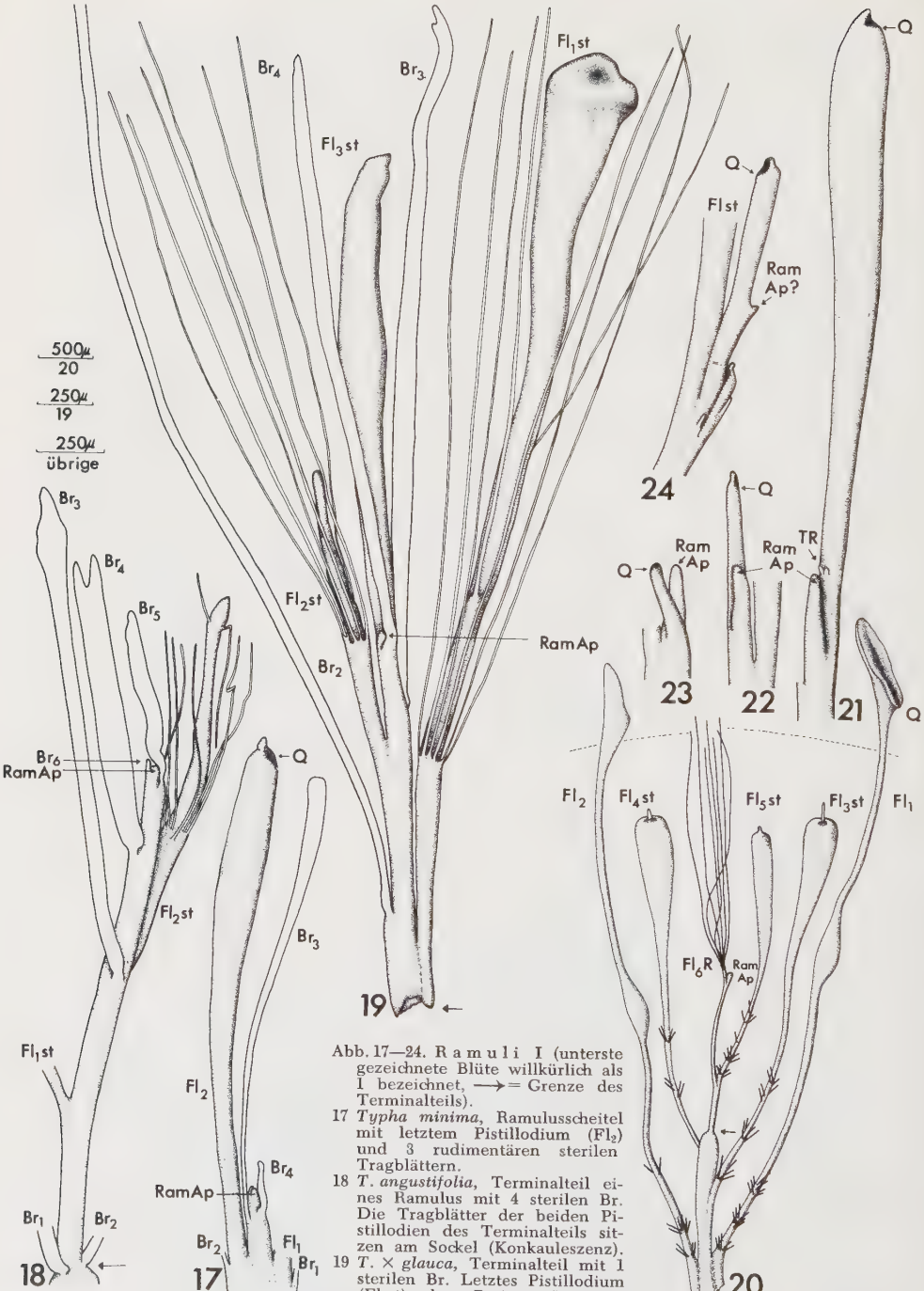


Abb. 17—24. R a m u l i I (unterste gezeichnete Blüte willkürlich als I bezeichnet, ⟶ = Grenze des Terminalteils).

17 *Typha minima*, Ramusscheitel mit letztem Pistillodium (Fl_2) und 3 rudimentären sterilen Tragblättern.

18 *T. angustifolia*, Terminalteil eines Ramulus mit 4 sterilen Br. Die Tragblätter der beiden Pistillodien des Terminalteils sitzen am Sockel (Konkauleszenz).

19 *T.* × *glauca*, Terminalteil mit 1 sterilen Br. Letztes Pistillodium (Fl_3st) ohne Perigon (Tendenz zu *T. angustifolia*), vorletztes Pistillodium (Fl_2st) sehr klein mit großem Perigon (Tendenz zu *T. latifolia*). Die Perigonhaare in Abb. 18 und 19 sind übertrieben dünn gezeichnet.

20 *T. latifolia*. Ramulus ohne basale Blüten. Sockel mit 2 fertilen Blüten und 2 Pistillodien, Terminalteil mit 1 Pistillodium und 1 Blütenrudiment neben dem Scheitel. Die Perigonhaare reichen alle etwa bis zur gestrichelten Linie.

21—24 *T. laxmannii*.

21—23 Jeweils Ramusscheitel mit der letzten Blütenausgliederung.

24 Fragliche Deutung eines Ramusscheitels mit ausgeprägten Metatopien.

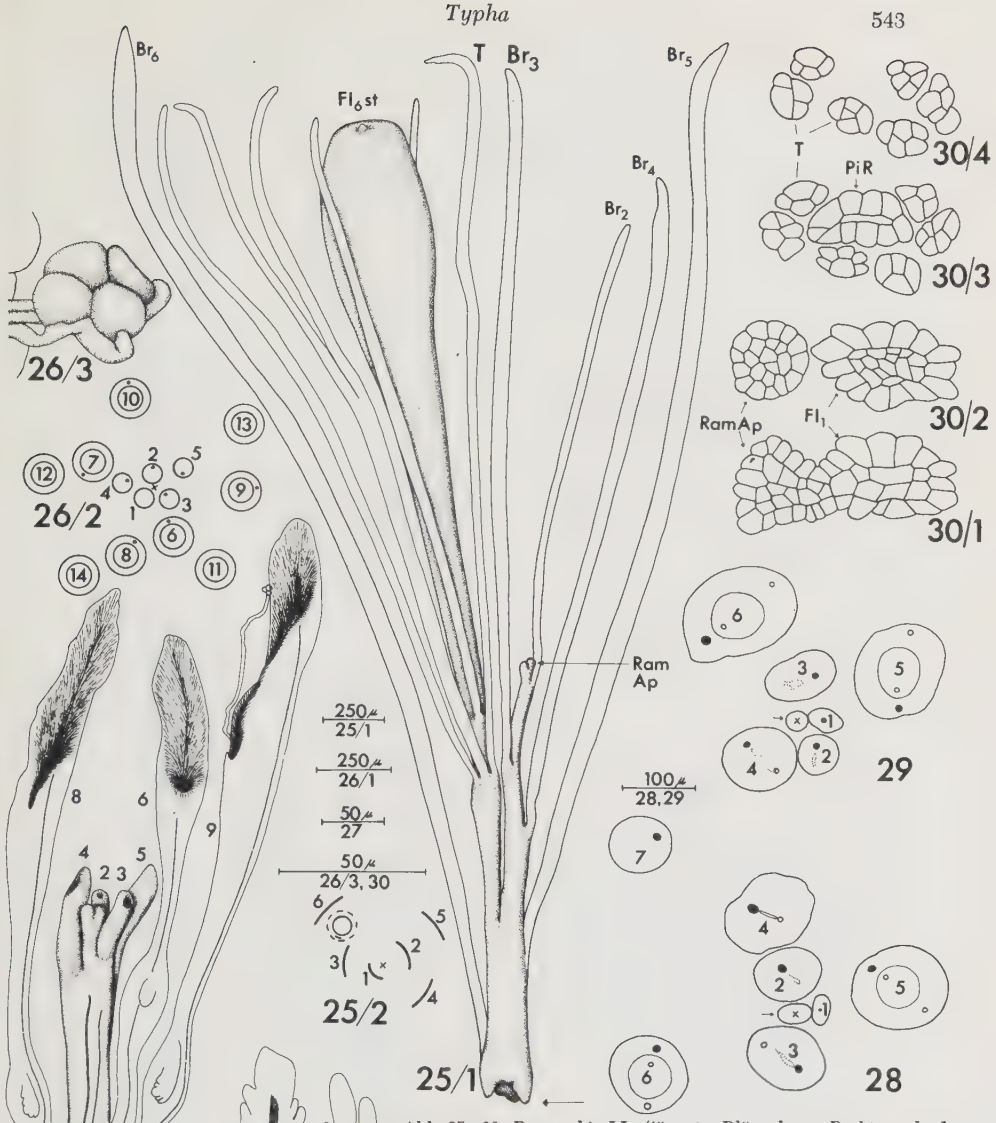


Abb. 25—30. Ramuli II (jüngste Blüte bzw. Braktee als 1 gezählt).

25 *Typha* × *glauca*, Terminalteil mit 1 Pistillodium (ein Perigonhaar gegabelt) und 5 sterilen Br, von denen sich die oberen gestaltlich den Perigonhaaren nähern.

26—30 *T. latifolia.*

26/1 Aufhellungspräparat eines Ramulus zur Zeit der Anthese; Gefäße und durchscheinende SA eingezeichnet, Perigonhaare fortgelassen, Pistillodien noch unentwickelt.

26/2 Diagramm: schwarzer Punkt = Dorsalmedianus, einfacher Kreis Pistillodium.

26/3 Keimende Pollentetrade am Narbenrand.

27 Längsschnitt durch einen Ramulusscheitel mit zwei etwa medianen Karpellen, Prokambialstränge eingetragen.

28—29 Querschnitt durch einen Ramulusscheitel, jeder mit 4 Pistillodien (= 1—4), Dorsalbündel schwarz, die punktierten Pistillodienhöhlen erscheinen erst in einer höheren Schnittebene, Blüte 7 in Abb. 28 zeigt den Griffelkanal.

30 Die letzte Blütenausgliederung des Ramulusscheitels der Abb. 29 in Querschnitten.

30/1 Ramulusscheitel vor der letzten Ausgliederung.

30/2 Rechts vorletzter Schnitt durch den Scheitel, links Blütenrudiment.

30/3 Ringwall aus einer Zellschicht, sechs Perigonhaare.

30/4 Das Perigon überragt weit das Pistillrudiment.

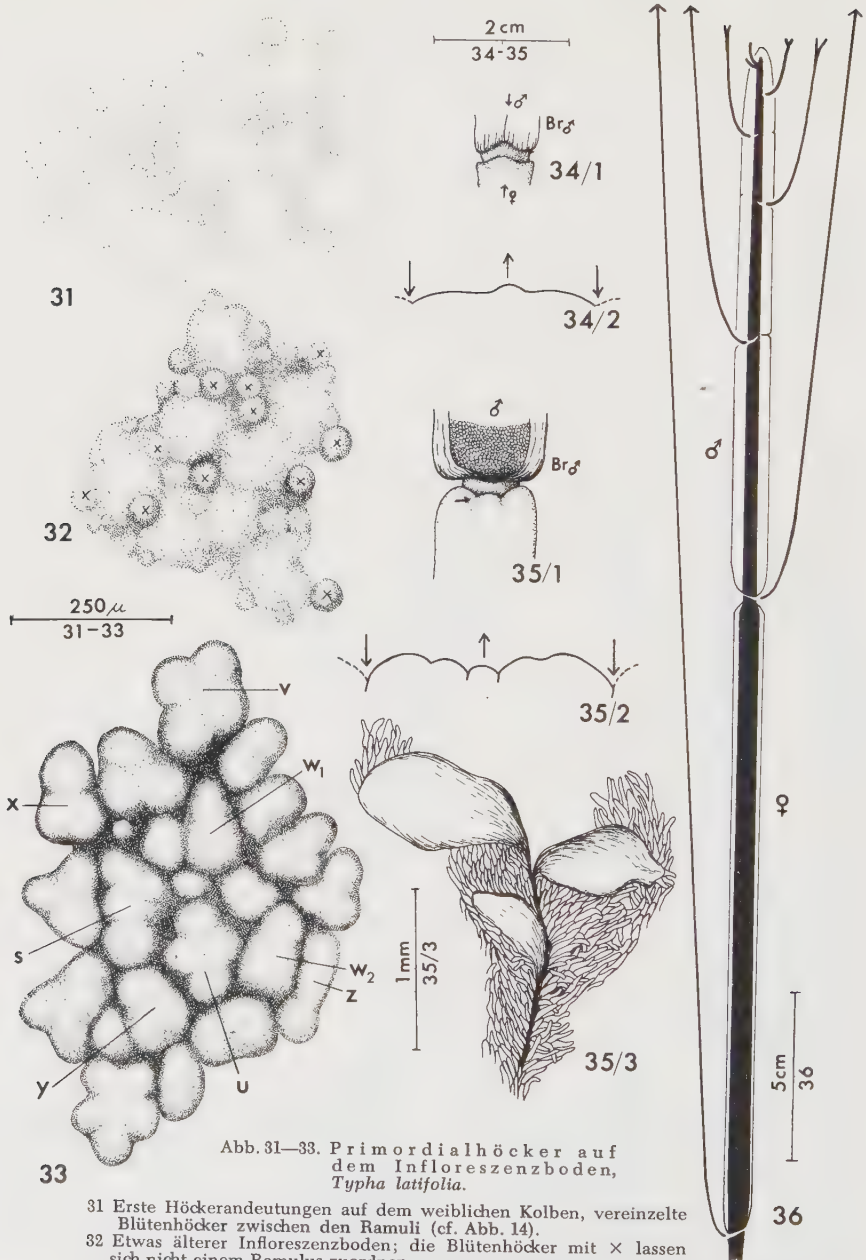


Abb. 31—33. Primordialhöcker auf dem Infloreszenzboden, *Typha latifolia*.

31 Erste Höckerandeutungen auf dem weiblichen Kolben, vereinzelte Blütenhöcker zwischen den Ramuli (cf. Abb. 14).

32 Etwas älterer Infloreszenzboden; die Blütenhöcker mit × lassen sich nicht einem Ramulus zuordnen.

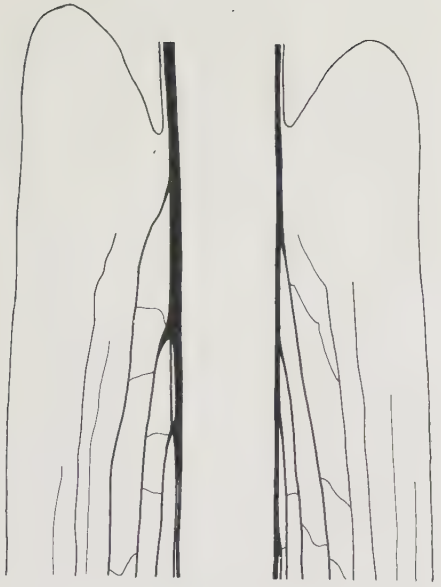
33 Männliche Blütenhöcker mit mannigfaltiger Anordnung der Stamina; Perigonhaare sind in den Spalten zwischen den Blütenhöckern zwar vorhanden, aber in der Aufsicht nicht zu erkennen.

Abb. 34—35. Gliederung des Oberrandes weiblicher Kolben von *Typha latifolia*. 34 Dreigliedrig, 35 fünfgliedrig (beide Gegenachselkomplexe untergliedert).

34/2 u. 35/2 Oberrand in die Ebene ausgebreitet.

35/3 Detail aus 35/1 (Pfeil) mit Vorblattzipfeln, die die dichtgedrängten Narben überragen.

Abb. 36. Halbschematische Darstellung einer präfloralen Infloreszenz von *T. latifolia*. Infloreszenzachse schwarz, Ansatzstellen der alternierenden Hochblätter weiß ausgespart.



37 *Typha angustifolia,* Scheidenlappen (Vaginalstipeln) eines jüngeren Blattes aus einer sterilen Rosette (Scheinstamm).

38—40 *T. latifolia.*
38 Tragblatt des ♀ Kolbens aus Abb. 11: Überlappen der Blattbasen in der Gegenachsel.
39 Hochblattfolge am ♂ Kolbenabschnitt.
40 ♂ vierzipfliges Hochblatt mit Nerven bzw. Prokambialsträngen.

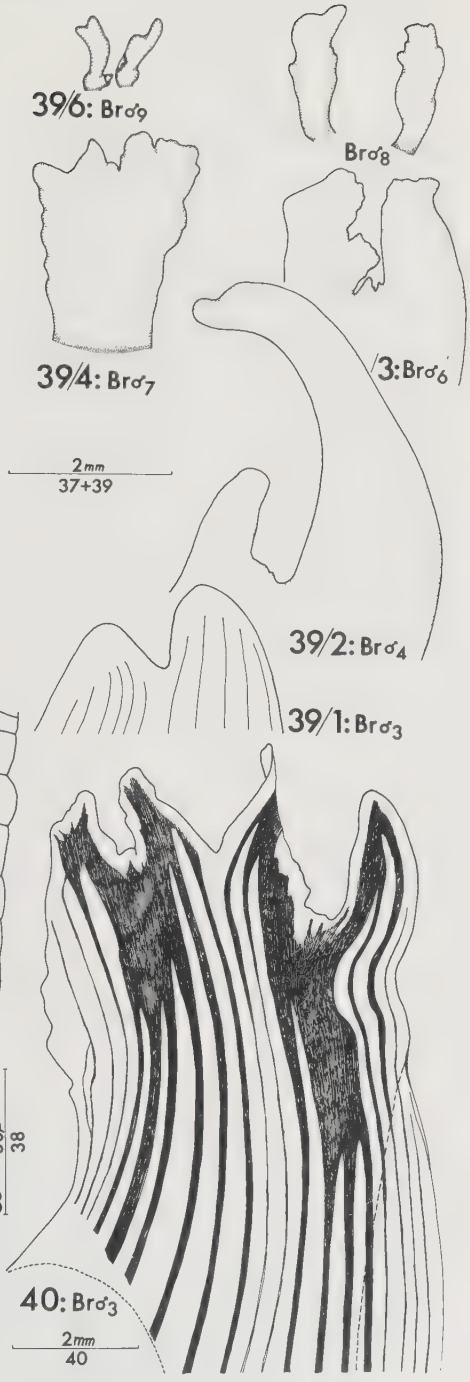


Abb. 37—40. Blattgestaltung an der Hauptachse.

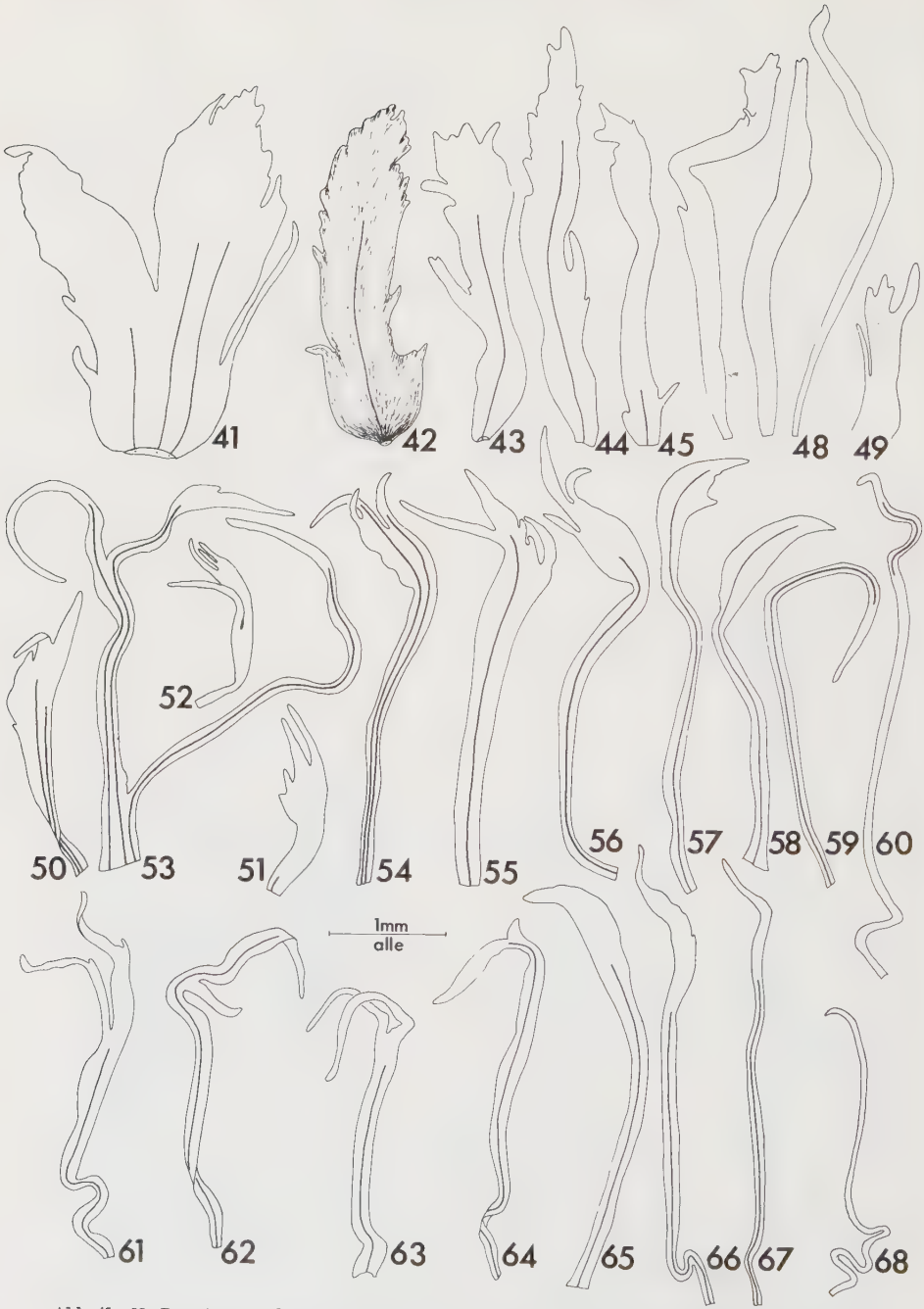


Abb. 41—68. Perigon der männlichen Blüten von *Sparganium* und *Typha* im Vergleich.
41—49 *S. simplex*, männliche Hüllblätter (Tepalen und eventuell Brakteen) bei Vollanthese, in 49 oberhalb der Punktlinie epidermaler Randsaum.
50—60 *T.* cf. *domingensis*, männliche Perigonhaare, 53—60 kurz vor der Anthese, 50—52 aus einem jüngeren Kolben.
61—68 *T. angustifolia*, männliche Perigonhaare kurz vor der Anthese.

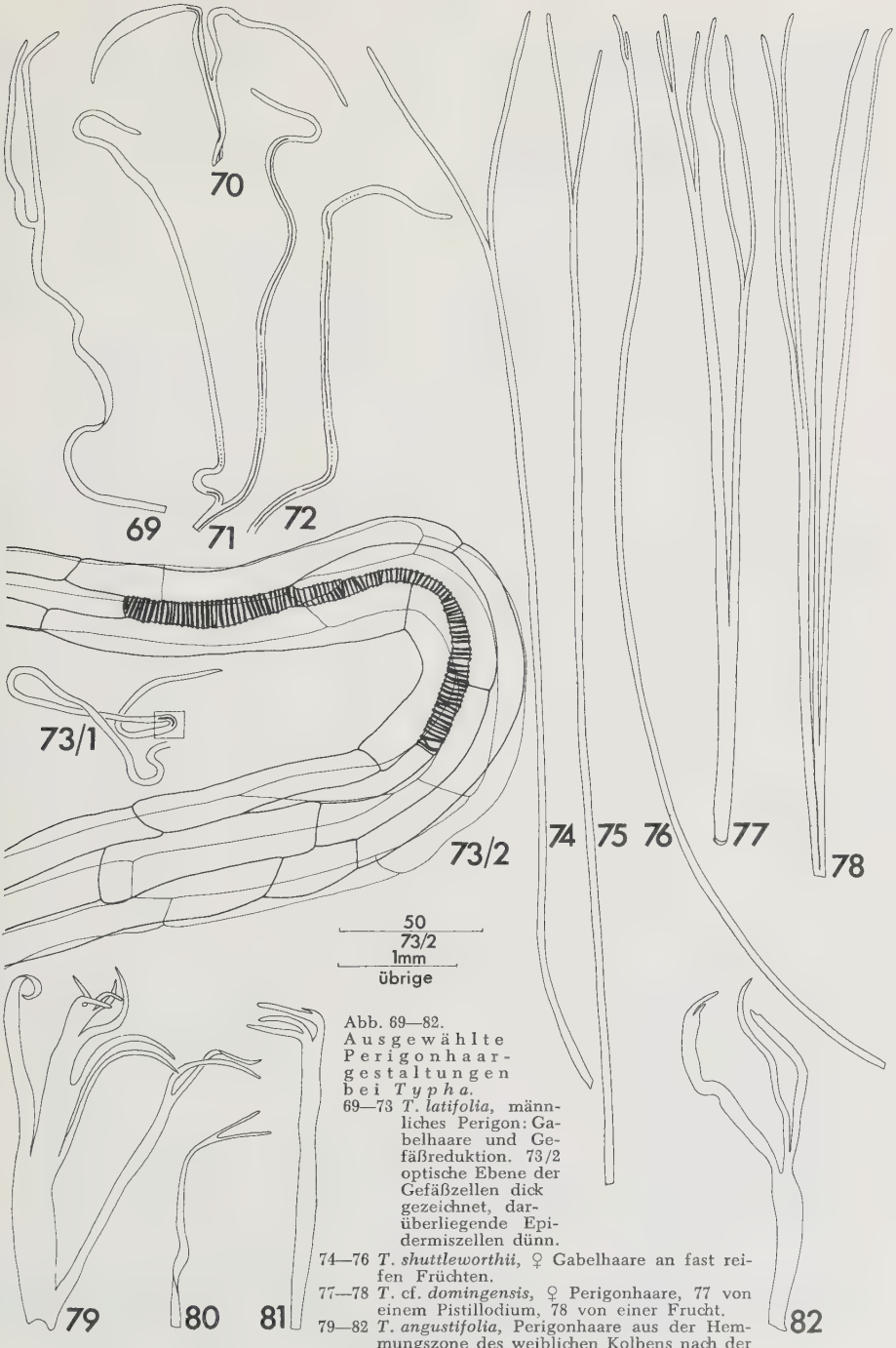


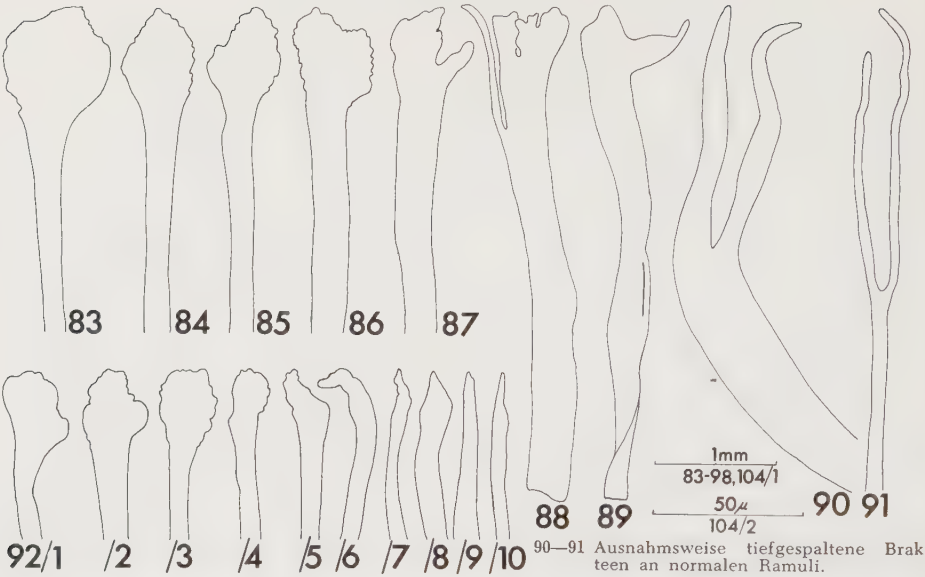
Abb. 69—82. Ausgewählte Perigonhaargestaltungen bei *Typha*.

69—73 *T. latifolia*, männliches Perigon: Gabelhaare und Gefäßreduktion. 73/2 optische Ebene der Gefäßzellen dick gezeichnet, darüberliegende Epidermiszellen dünn.

74—76 *T. shuttleworthii*, ♀ Gabelhaare an fast reifen Früchten.

77—78 *T.* cf. *domingensis*, ♀ Perigonhaare, 77 von einem Pistillodium, 78 von einer Frucht.

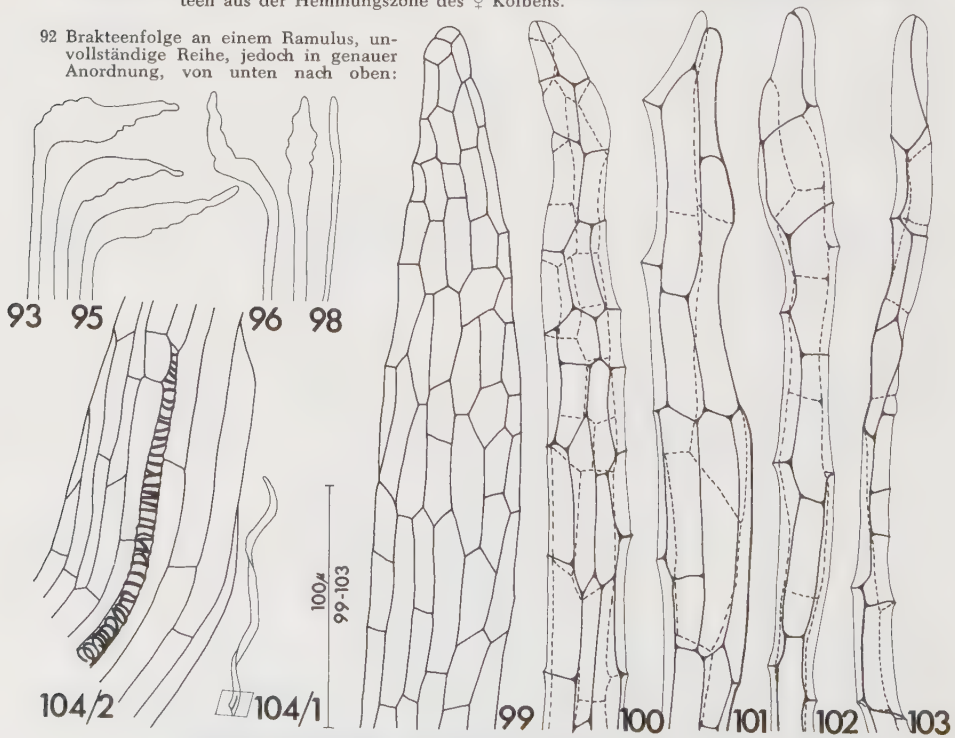
79—82 *T. angustifolia*, Perigonhaare aus der Hemmungszone des weiblichen Kolbens nach der Anthese, 79—81 von Pistillodien, 82 von einem Staminokarpell.



90—91 Ausnahmsweise tiefgespaltene Brakteen an normalen Ramuli.

Abb. 83—100. Formenreihen der ♀ Blütentragblätter.
83— 92 *Typha angustifolia*, 83—85 normale Brakteen, 86—87 Spaltungstendenz, 88—89 Brakteen aus der Hemmungszone des ♀ Kolbens.

92 Brakteenfolge an einem Ramulus, unvollständige Reihe, jedoch in genauer Anordnung, von unten nach oben:

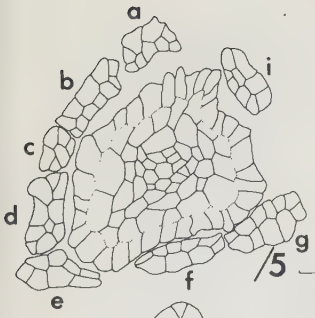


1—6 am Ramulussockel, und zwar mit folgenden Achselprodukten: 1 Fl, 2 Fl st, 3 oberste Fl (höher als unterstes Pistillodium!), 4 oberste Fl st am Sockel, 5 u. 6 gehören zu den 2 Fl st am Terminalteil, 7—10 sterile Br am Terminalteil.

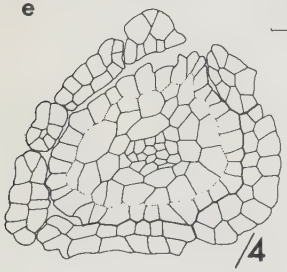
93— 98 *T.* cf. *domingensis*, Brakteen.
99—103 *T. angustifolia*, 99—100 Brakteenspitzen.

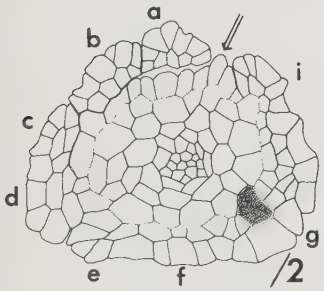
Abb. 101—103. Perigonhaarspitzen (♀), (Versuch einer räumlichen Darstellung, untere gestrichelte Ebene unvollständig).

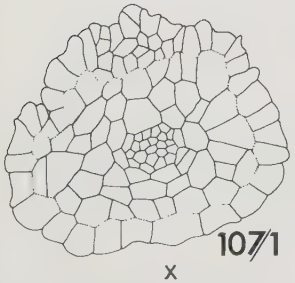
Abb. 104. Leitbündelreduktion im ♂ Perigonhaar von *T. laxmannii*.

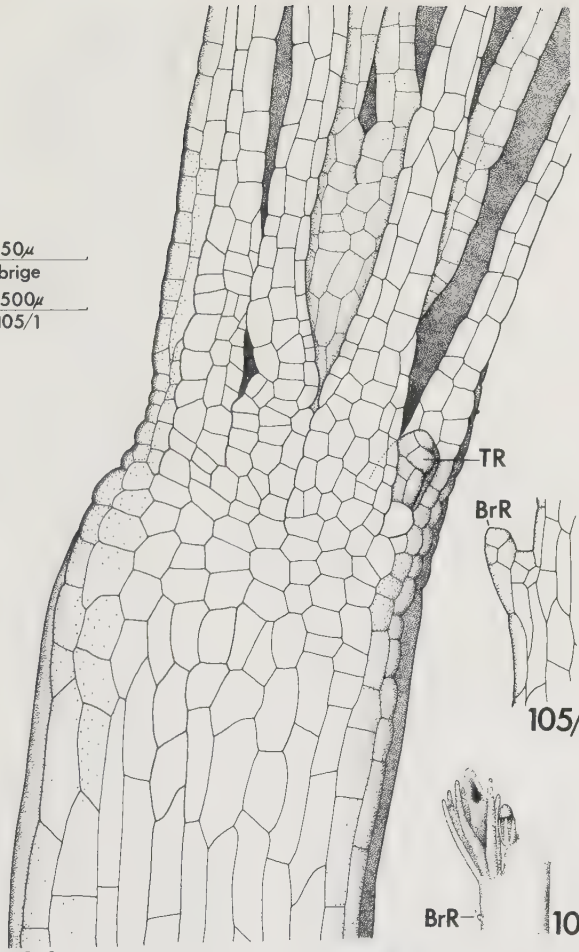


50 µ
übrige
500 µ
105/1









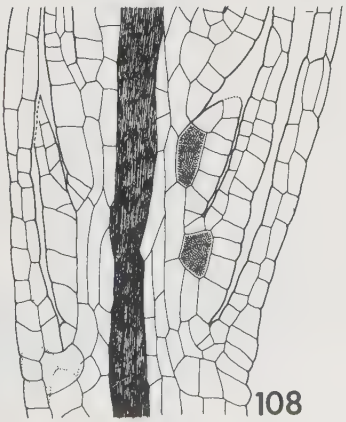


Abb. 105. Rudimentiertes Tragblatt einer jungen ♀ Blüte von *Typha angustifolia*.

Abb. 106—108. Insertion des Perigons weiblicher Blüten, *T. latifolia*.

106 Aufsicht auf die Basis einer jungen ♀ Blüte mit den zwei untersten Perigonetagen.

107 Ausgliederung der untersten Perigonetage in einer Querschnittserie; × kennzeichnet die Lage des Ramulus, (zwischen 107/4 u. 107/5 sind 2 Schnitte à 6 µ ausgelassen), 107/5 Perigonhaar h abgebrochen; außerhalb der punktierten Zellgrenze: Epidermisabkömmlinge. Zum scheinbar unregelmäßigen Verlauf dieser Grenze vgl. Abb. 108.

108 Längsschnitt, rechts sind zwei stark vorgewölbte subepidermale Zellen flächig punktiert, links wurde die Zellschicht unter einer solchen vorgewölbten subepidermalen Zelle punktiert gezeichnet.

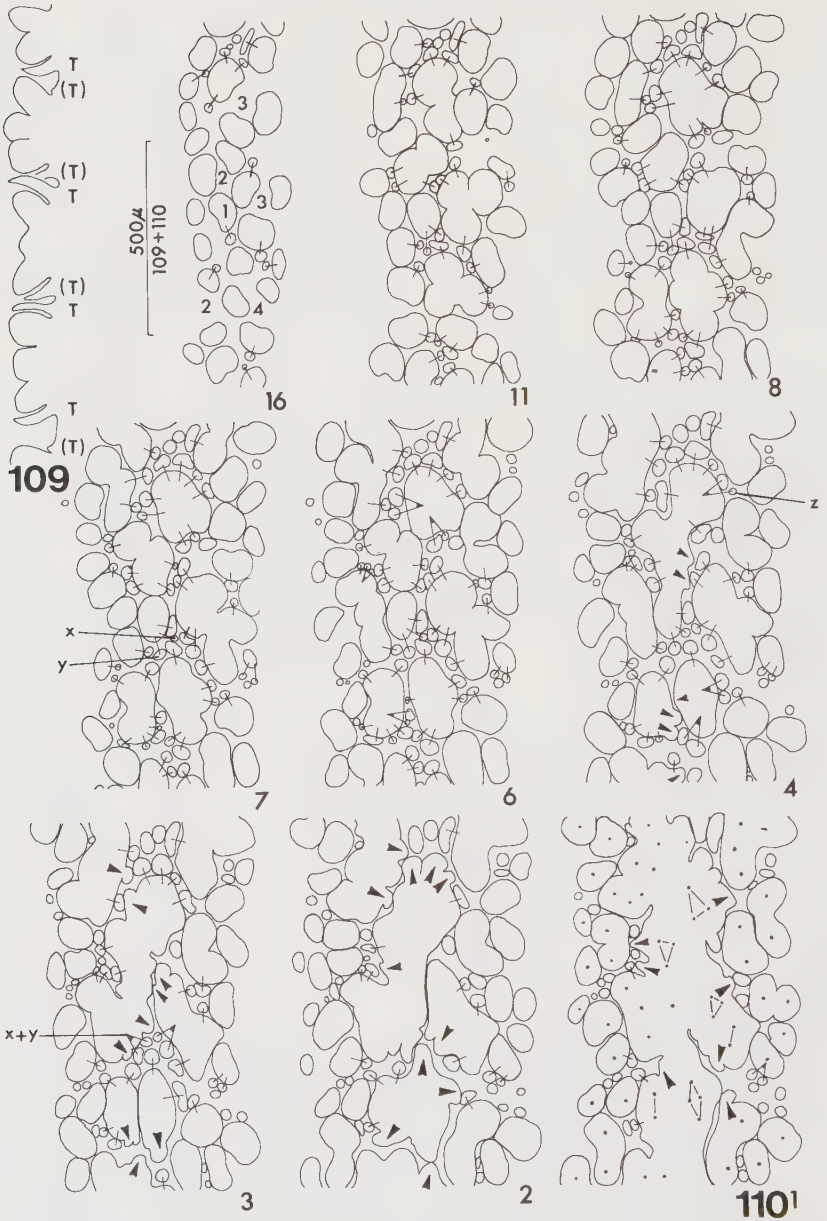
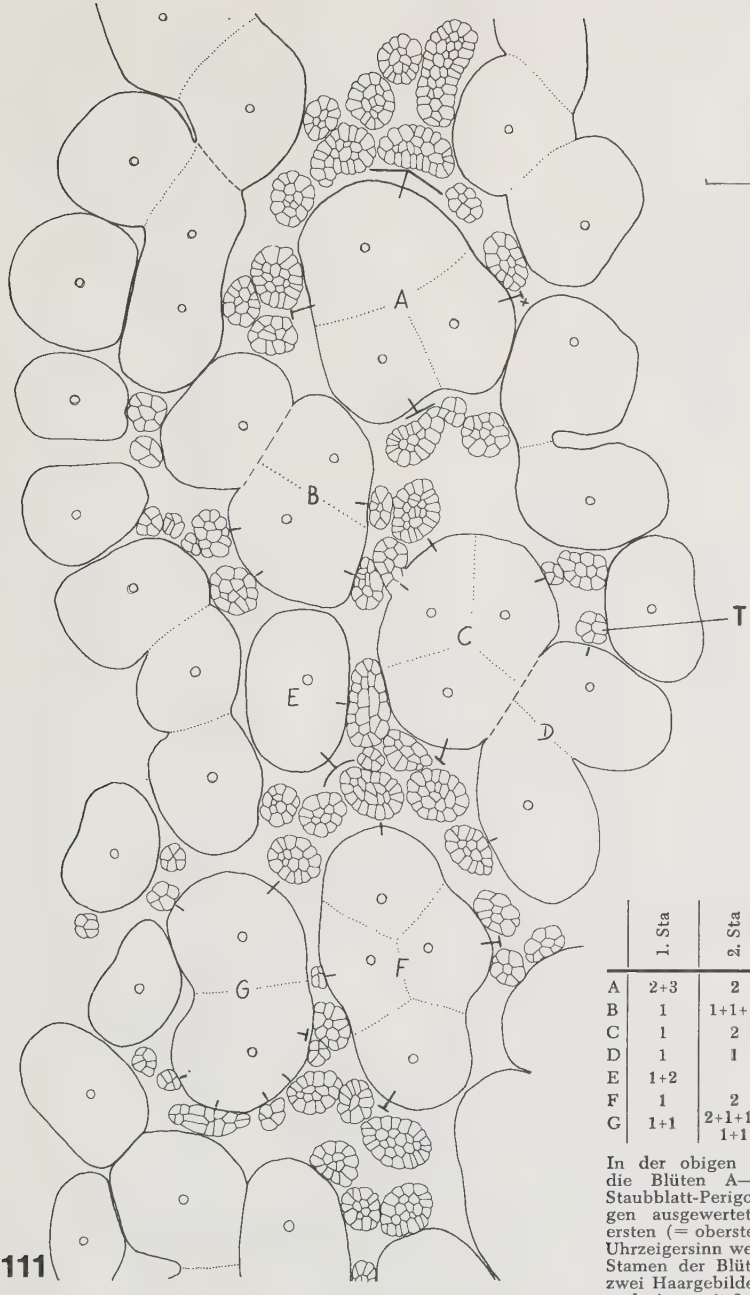


Abb. 109—111. Organisation der ♂ Blüten an einem jungen Kolben von *Typha latifolia*.

109 Längsschnitt, der zufällig mehrere Blüten in ± einer Reihe trifft; T = Perigonhaar median getroffen, (T) = Perigonhaar ± tangential.

110 Blütenquerschnittserie (Tangentialschnitte des Kolbens à 8 µ durchnumeriert) mit Zuordnung der Perigonhaare.

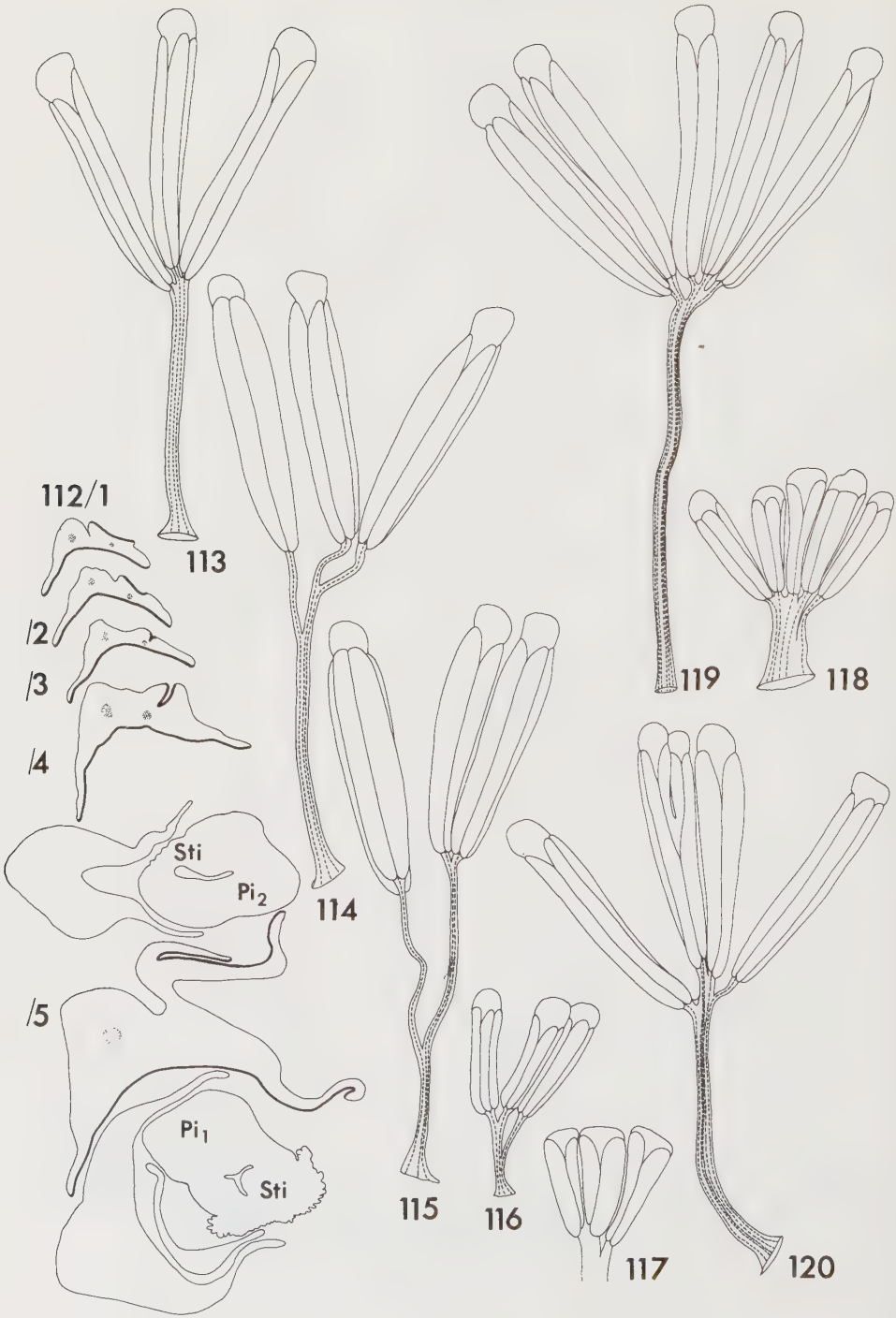


111

	1. Sta	2. Sta	3. Sta	4. Sta
A	2+3	2	2	
B	1	1+1+1		
C	1	2	1+1	
D	1	1		
E	1+2			
F	1	2	2	1
G	1+1	2+1+1+ 1+1		

In der obigen Tabelle sind die Blüten A—G auf die Staubblatt-Perigon-Beziehungen ausgewertet, z. B. zum ersten (= obersten = 12^{00}, im Uhrzeigersinn weiterzuzählen) Stamen der Blüte A gehören zwei Haargebilde, eines mit 2 und eines mit 3 Zipfeln.

111 = 110/6 vergrößert mit Leitbündeln und ungefähren Staubblattgrenzen.


112/1
/2
/3
/4
/5
Sti
Pi2
Pi1
Sti
113
114
115
116
117
118
119
120

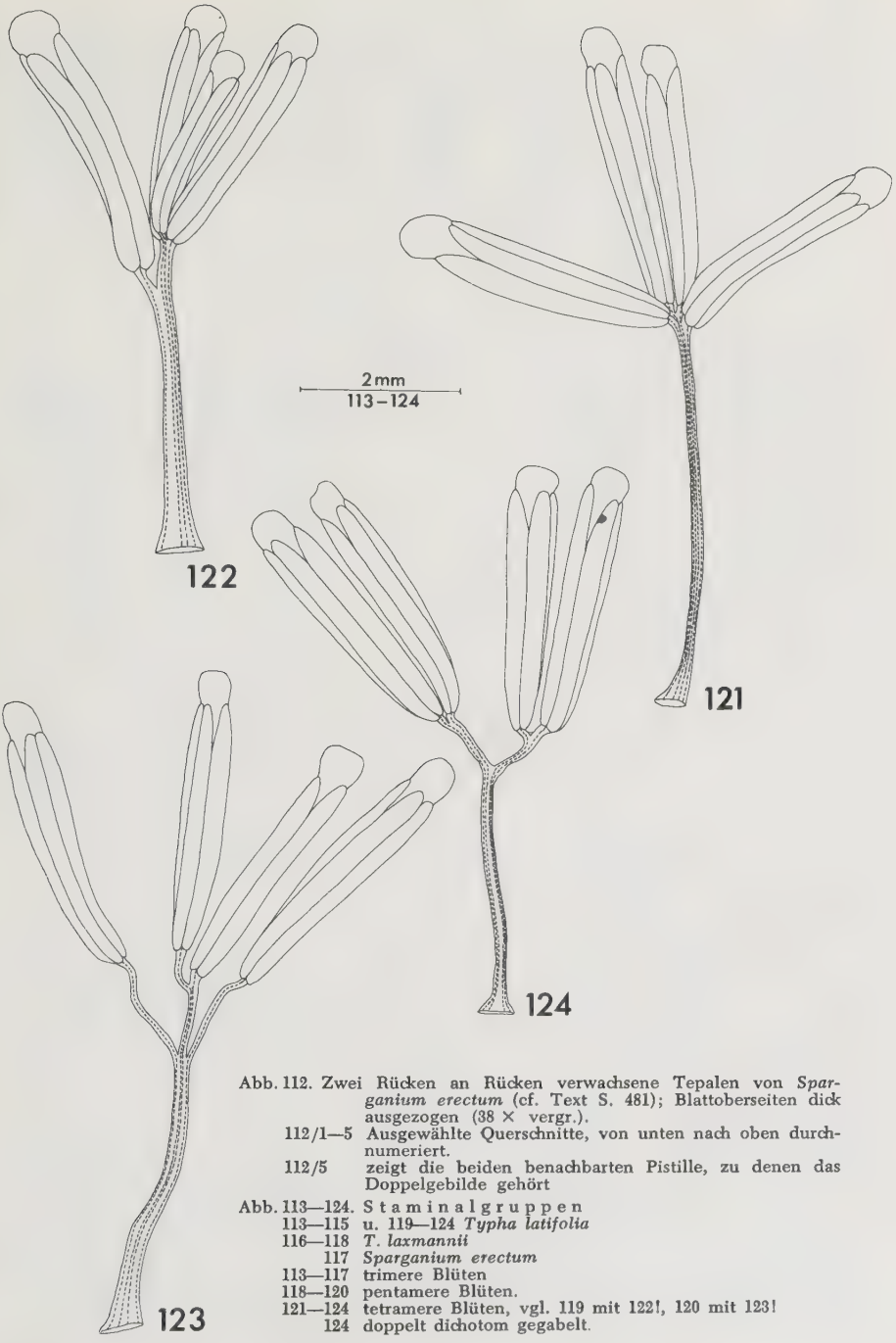


Abb. 112. Zwei Rücken an Rücken verwachsene Tepalen von *Sparganium erectum* (cf. Text S. 481); Blattoberseiten dick ausgezogen (38 × vergr.).
112/1—5 Ausgewählte Querschnitte, von unten nach oben durchnumeriert.
112/5 zeigt die beiden benachbarten Pistille, zu denen das Doppelgebilde gehört

Abb. 113—124. S t a m i n a l g r u p p e n
113—115 u. 119—124 *Typha latifolia*
116—118 *T. laxmannii*
117 *Sparganium erectum*
113—117 trimere Blüten
118—120 pentamere Blüten.
121—124 tetramere Blüten, vgl. 119 mit 122!, 120 mit 123!
124 doppelt dichotom gegabelt.

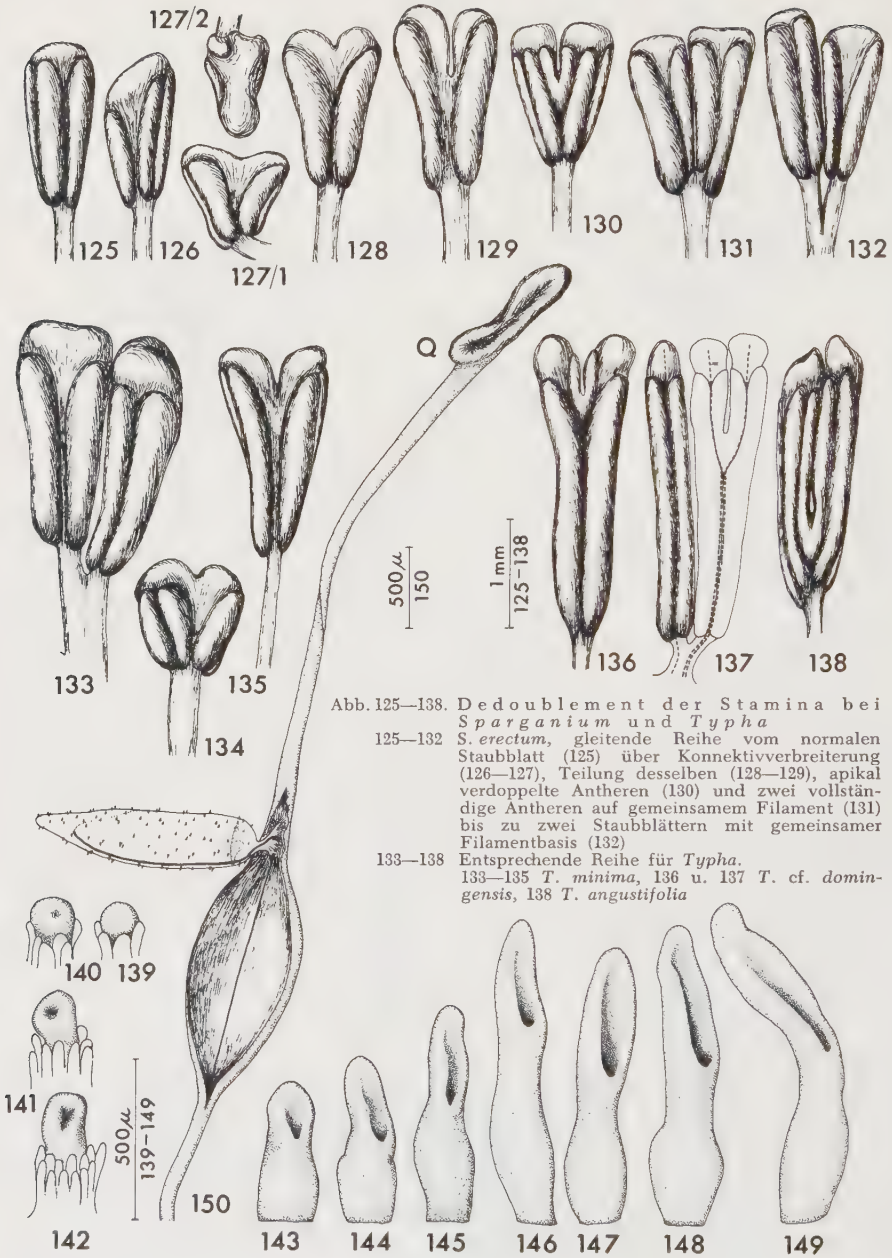


Abb. 125—138. Dedoublement der Stamina bei *Sparganium* und *Typha*
125—132 S. *erectum*, gleitende Reihe vom normalen Staubblatt (125) über Konnektivverbreiterung (126—127), Teilung desselben (128—129), apikal verdoppelte Antheren (130) und zwei vollständige Antheren auf gemeinsamem Filament (131) bis zu zwei Staubblättern mit gemeinsamer Filamentbasis (132)
133—138 Entsprechende Reihe für *Typha*.
133—135 *T. minima*, 136 u. 137 *T.* cf. *domingensis*, 138 *T. angustifolia*

Abb. 139—149. Karpellentwicklung von *T.* cf. *domingensis*.
Abb. 150. Reife Frucht, die bei Befeuchtung mit einem Längsspalt durch den Dorsalnerv aufklafft, *T. latifolia*.

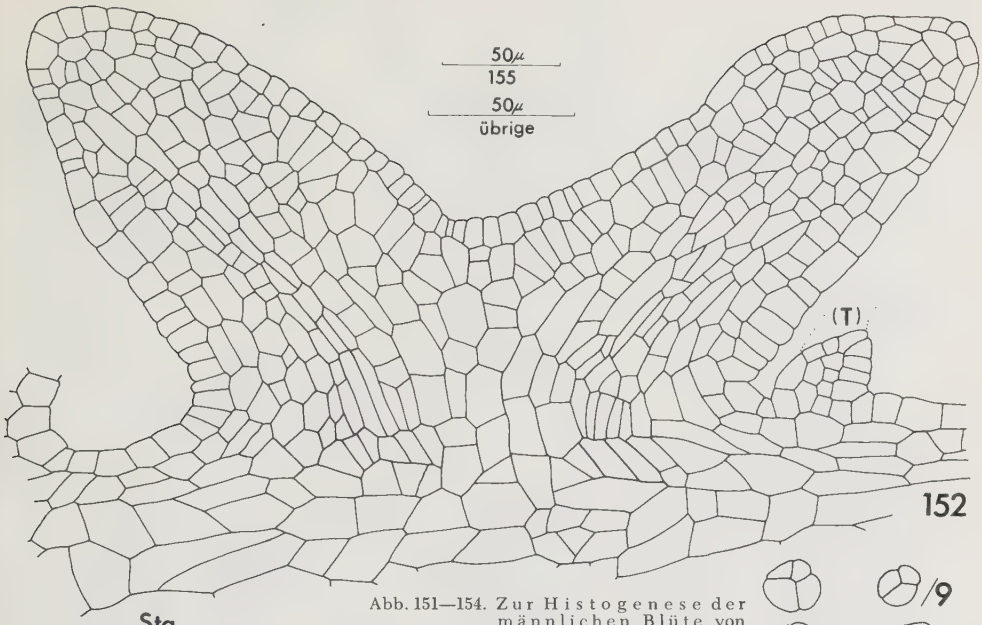
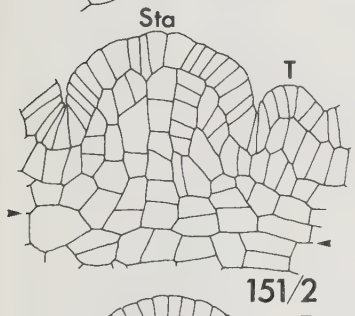
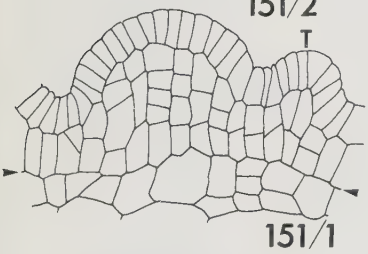
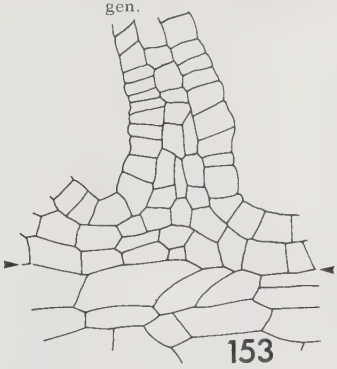
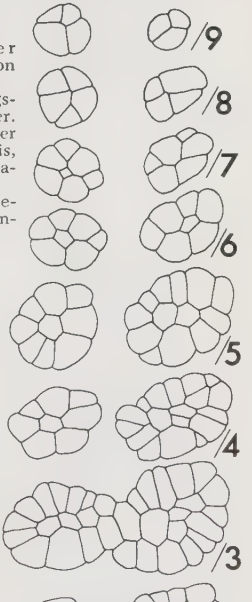


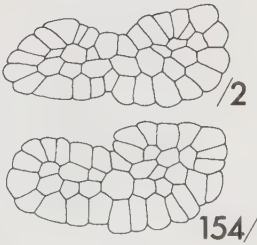
Abb. 151—154. Zur Histogenese der männlichen Blüte von *T. latifolia*
151 zwei benachbarte Längsschnitte, 151/2 ist medianer. → ← untere Grenze der ehemaligen Subepidermis, die das Mesophyll von Stamen und Tepalum bildet
152 zwei ältere Stamina mit beginnenden Prokambialsträngen.



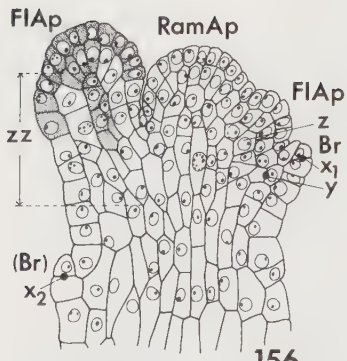


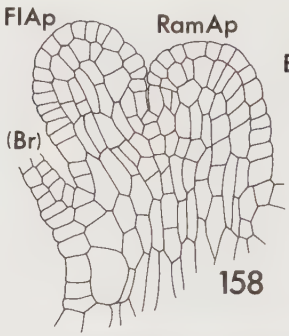






153 Längsschnitt durch die Basis eines ♂ Perigonhaars
154 gegabeltes ♂ Perigonhaar vom rechten Stamen der Blüte F in Abb. 111 (= 154/5)
155 *S. simplex*, Querschnitt durch den epidermalen Randsaum eines männlichen Hüllblatts, bei ↓ erfolgt höher im Blatt die Abtrennung des randlichen Zipfels.





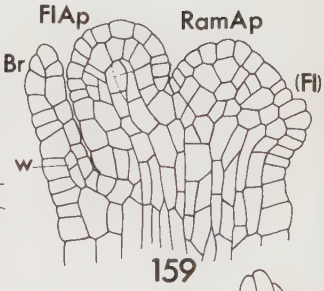
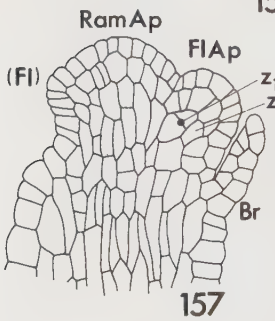
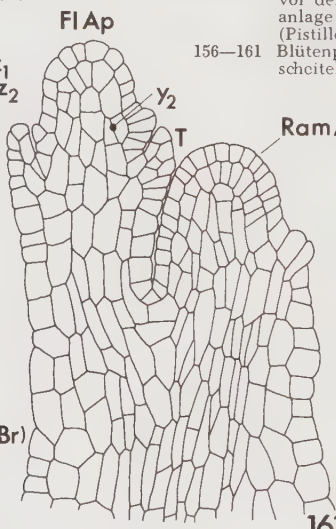
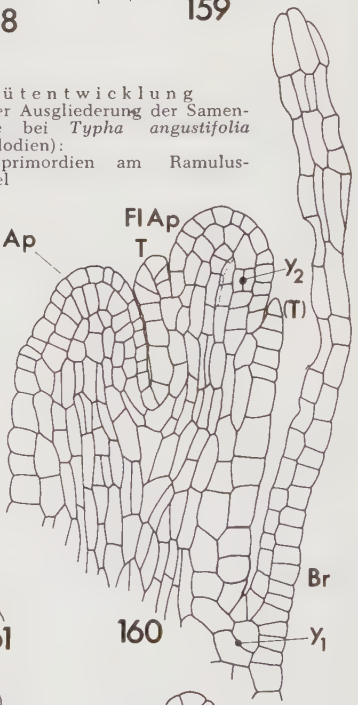
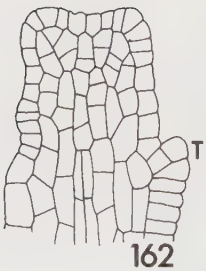


Abb. 156—166. ♀ Blütenentwicklung vor der Ausgliederung der Samenanlage bei *Typha angustifolia* (Pistillodien):
156—161 Blütenprimordien am Ramulusscheitel

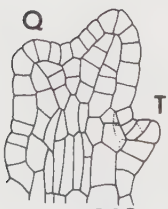


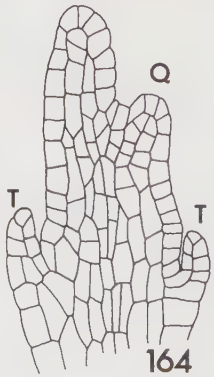


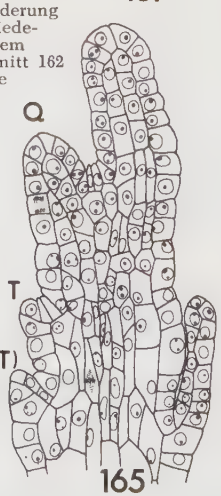


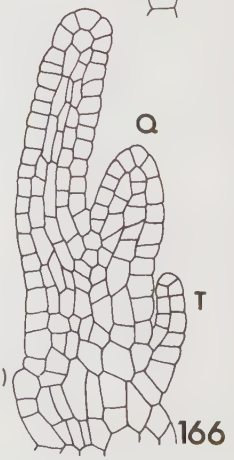


160 sq. Perigonausgliederung
162—166 Ringwallausgliederung, außer dem Transversalschnitt 162 Medianschnitte

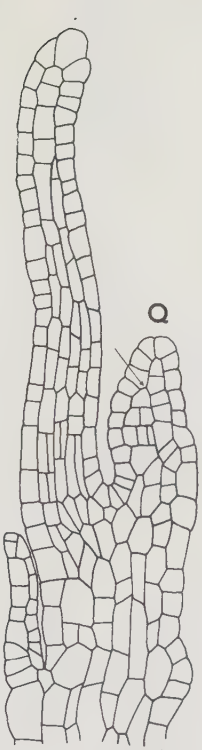


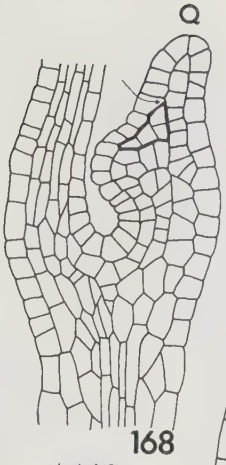


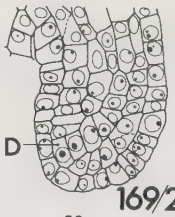




50 µ
alle







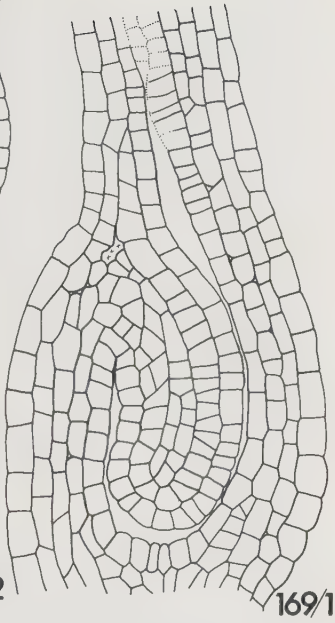
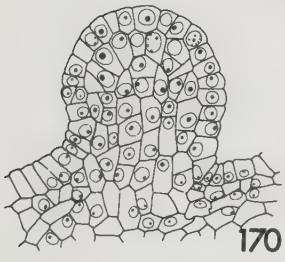
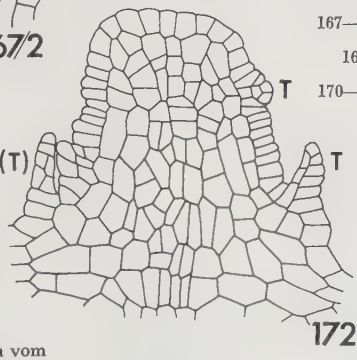
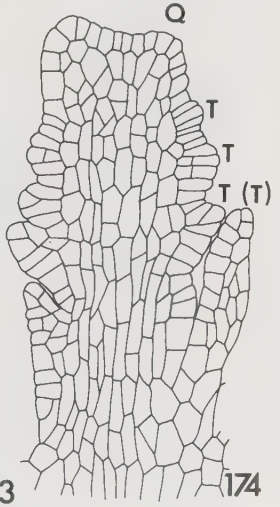


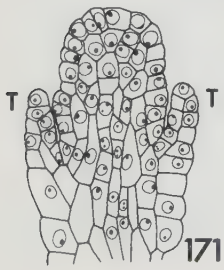
Abb. 167—174. ♀ Blütenentwicklung II
167—169 *T. angustifolia*, Ausgliederung der SA
169/2 Deckzelle (D) und sekundäre AZ
170—174 *T. latifolia*
171 Primordium eines Pistillodiums vom Ramulus

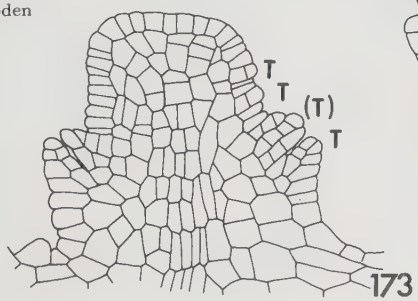






170, 172—174 Blütenprimordien vom Infloreszenzboden





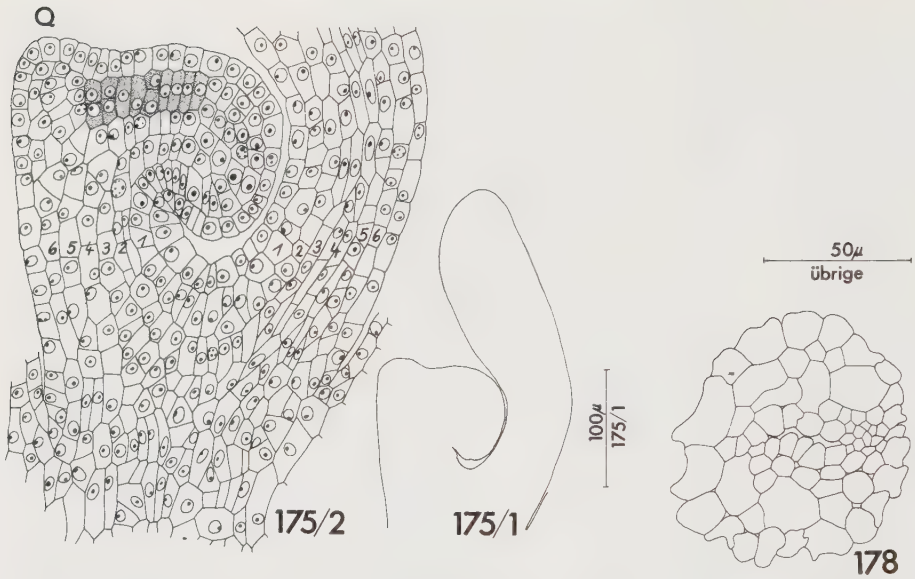


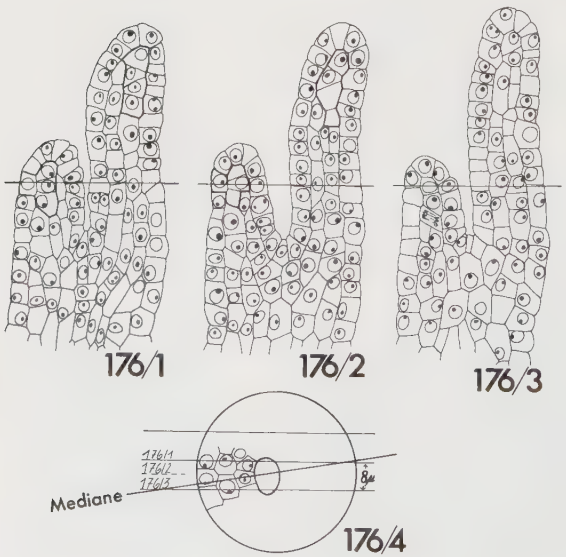
Abb. 175—178. ♀ Blütenentwicklung III

175 *Sparganium simplex*, Ausgliederung der Samenanlage

176 *Typha angustifolia*, Längsschnittserie durch ein junges Pistillodium. In der Ventralwand nur 1 Mesophyllschicht, wie die Rekonstruktion eines Querschnittes Abb. 176/4 zeigt. 176/2 und 176/3 sind zwei optische Ebenen eines Schnittes.

177 *T. latifolia*, Längsschnitt durch ein Pistill mit Samenanlage zur Zeit der Bestäubung

178 *T. latifolia*, Querschnitt durch einen Griffel mit Griffelkanal



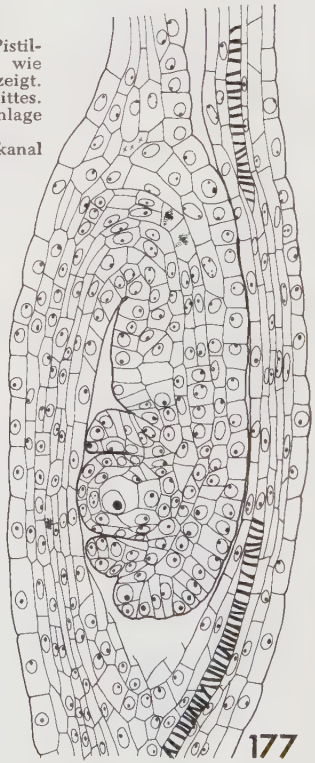
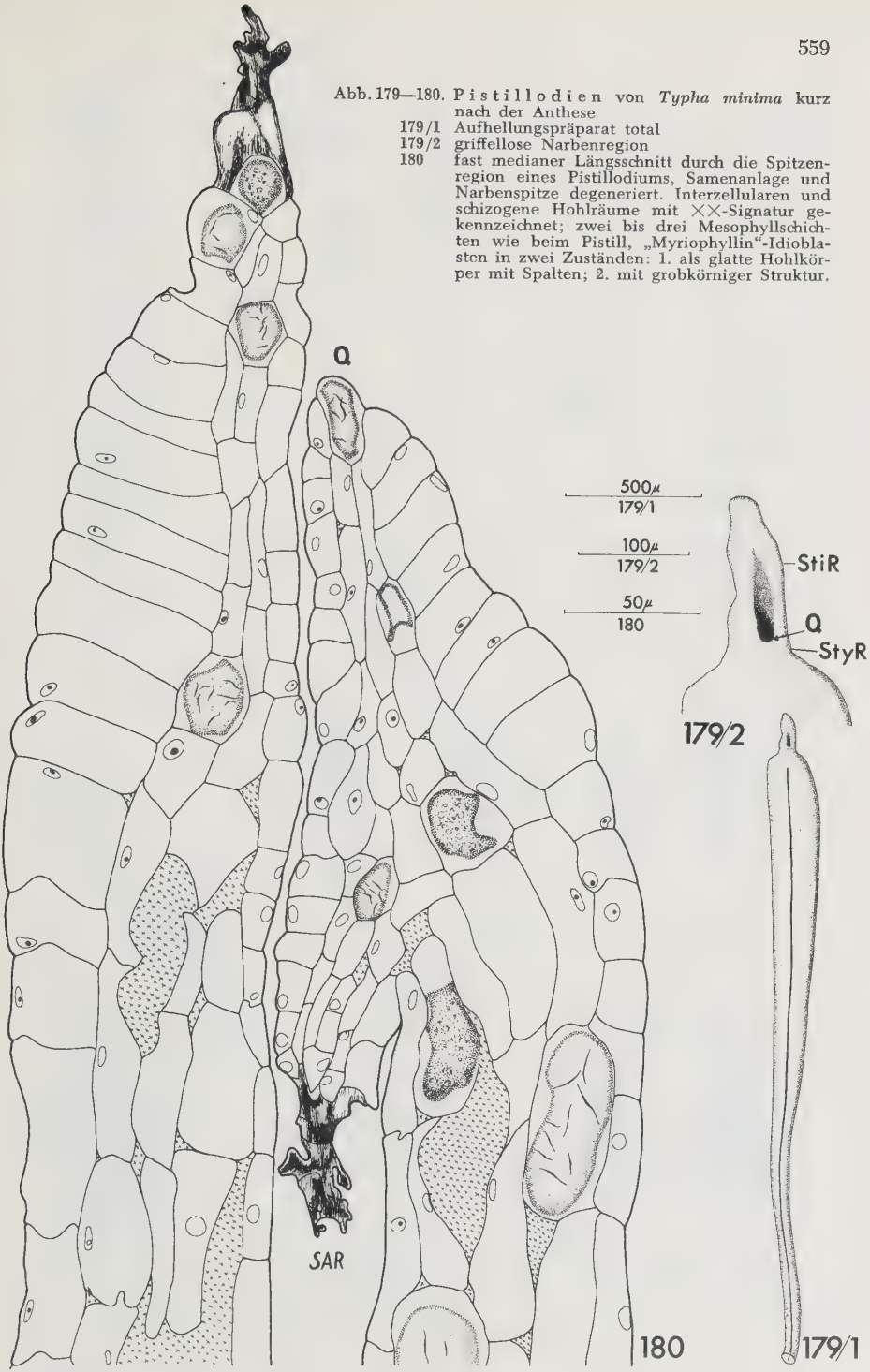


Abb. 179—180. Pistillodien von *Typha minima* kurz nach der Anthese
179/1 Aufhellungspräparat total
179/2 griffellose Narbenregion
180 fast medianer Längsschnitt durch die Spitzenregion eines Pistillodiums, Samenanlage und Narbenspitze degeneriert. Interzellularen und schizogene Hohlräume mit ××-Signatur gekennzeichnet; zwei bis drei Mesophyllschichten wie beim Pistill, „Myriophyllin"-Idioblasten in zwei Zuständen: 1. als glatte Hohlkörper mit Spalten; 2. mit grobkörniger Struktur.



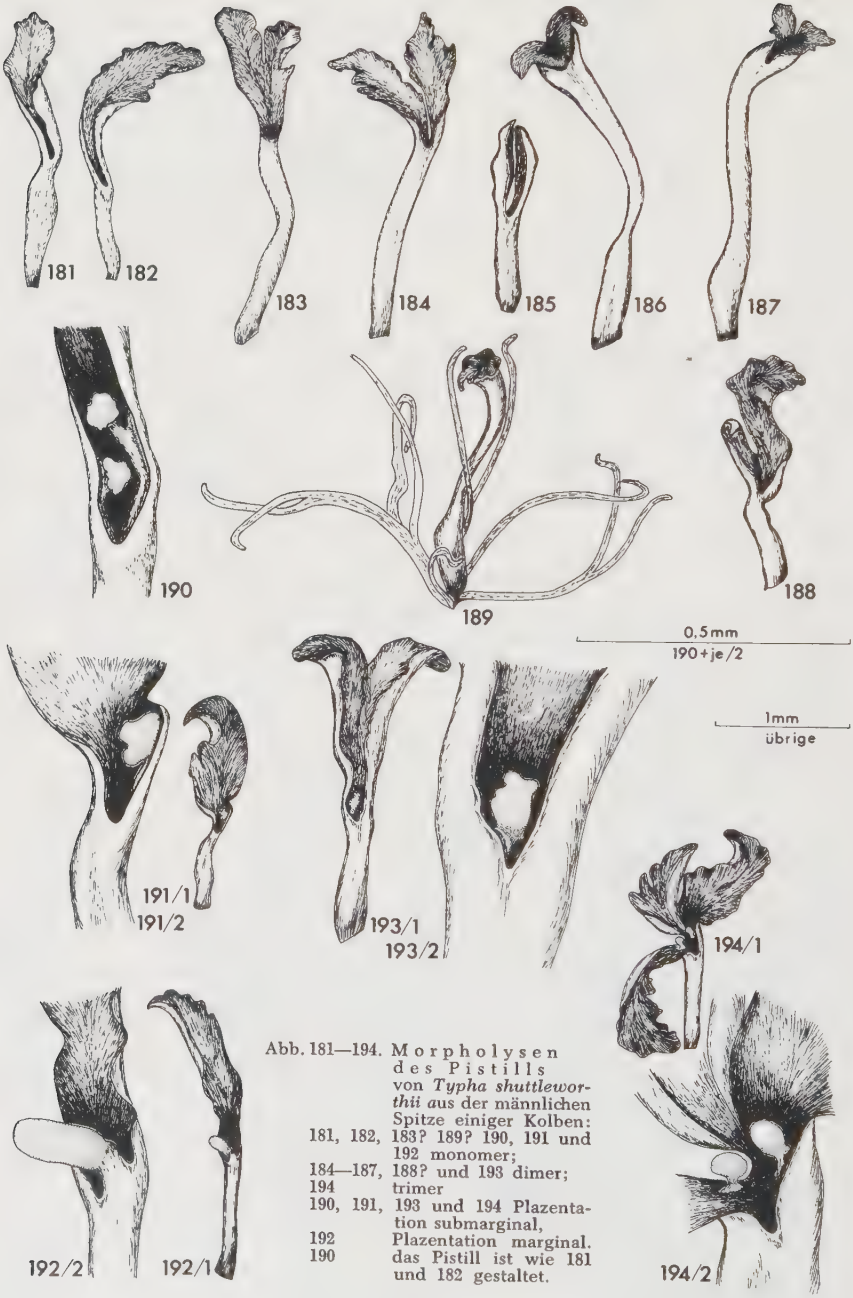


Abb. 181—194. Morpholysen des Pistills von *Typha shuttleworthii* aus der männlichen Spitze einiger Kolben:
181, 182, 183? 189? 190, 191 und 192 monomer;
184—187, 188? und 193 dimer;
194 trimer
190, 191, 193 und 194 Plazentation submarginal,
192 Plazentation marginal.
190 das Pistill ist wie 181 und 182 gestaltet.

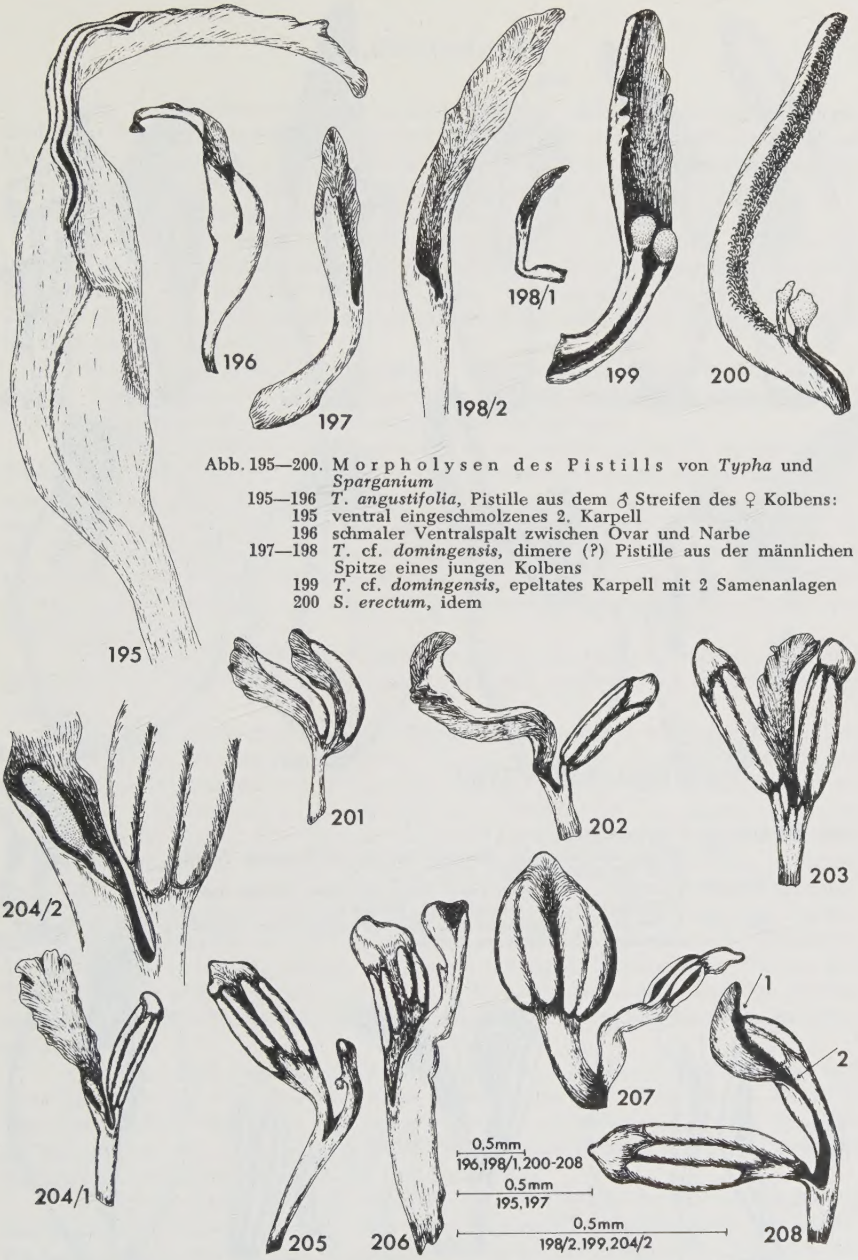


Abb. 195—200. Morpholysen des Pistills von *Typha* und *Sparganium*
195—196 *T. angustifolia*, Pistille aus dem ♂ Streifen des ♀ Kolbens:
195 ventral eingeschmolzenes 2. Karpell
196 schmaler Ventralspalt zwischen Ovar und Narbe
197—198 *T.* cf. *domingensis*, dimere (?) Pistille aus der männlichen Spitze eines jungen Kolbens
199 *T.* cf. *domingensis*, epeltates Karpell mit 2 Samenanlagen
200 *S. erectum*, idem

Abb. 201—208. Intersexgestaltungen von *T. shuttleworthii* mit halbseitigen Staminokarpellen

201—204 aus der Spitze des ♂ Kolbens
205—208 aus der basalen Hemmungszone des weiblichen Kolbens

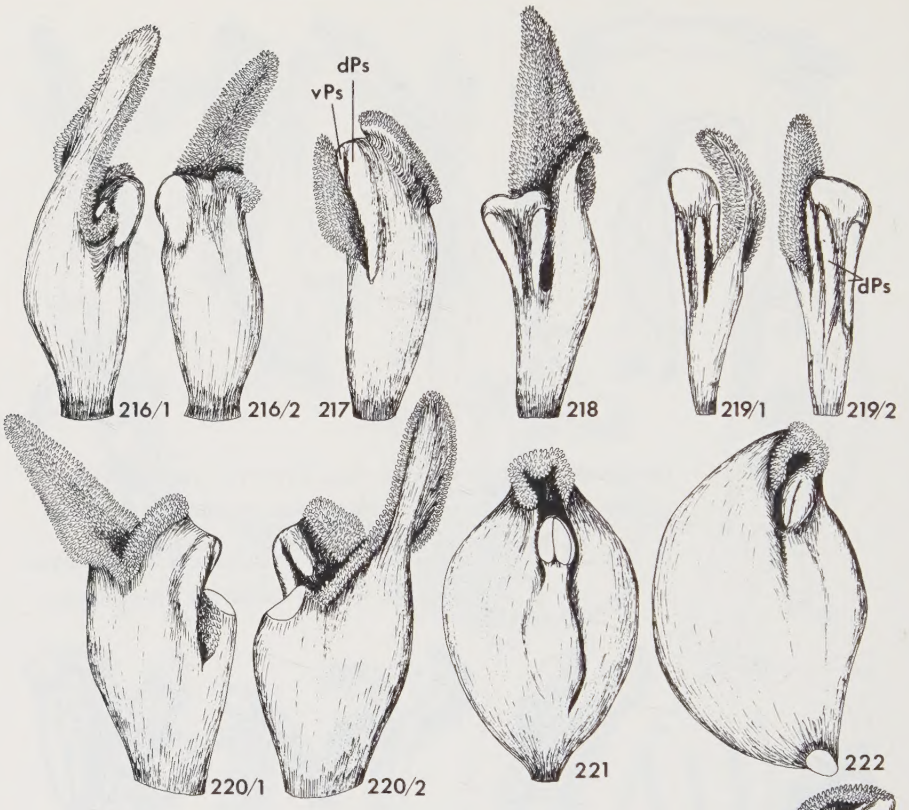


Abb. 209, 216—224. Intersexgestaltungen
209 *Typha shuttleworthii*, Staminokarpell mit dimerem Pistillodium auf gemeinsamem Stiel
216—220 *S. erectum*, Bildungen aus ♀ Köpfchen einer Pflanze auf der Grundlage von di- bis trimeren Pistillen
221—224 *S. minimum*, Bildungen auf der Grundlage von (pseudo-) monomeren bis dimeren Pistillen

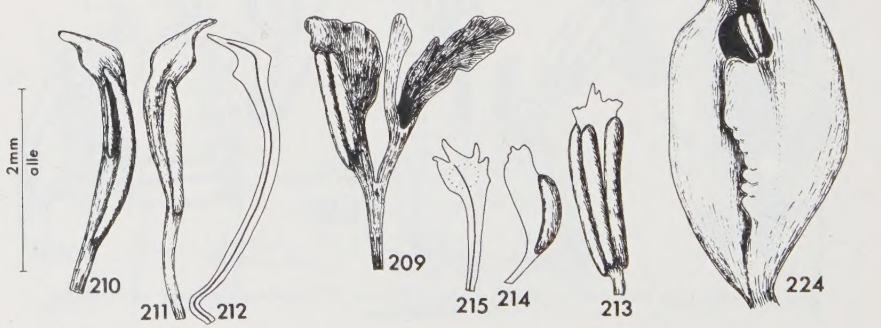


Abb. 210—215. Übergangsblätter zwischen Stamina und Tepalen
210—212 *T.* cf. *domingensis*
213—215 *S. simplex*, bei 215 Bezirk mit Spaltöffnungen punktiert umrandet

Lebenslauf

Am 2. Juli 1938 wurde ich in Berlin geboren. Meine Eltern sind der Oberstudienrat (Deutsch, Geschichte, Französisch) Heinz Müller und seine Ehefrau Irmgard Müller geb. Brückel. Bis zu ihrer Heirat war meine Mutter als Jugendleiterin tätig. Mein jüngerer Bruder Wolfgang Müller-Schauenburg studiert zur Zeit Medizin, nachdem er sein Physikstudium mit der Promotion abgeschlossen hat.

Nach kriegsbedingter mehrfacher Einschulung in Ostpommern und Potsdam besuchte ich die 5. Grundschule in Berlin-Tempelhof, gehörte zum ersten Jahrgang der Einheitsschule und entschied mich nach deren Aufhebung für den neusprachlichen Zug der Oberschule wissenschaftlichen Zweiges an der Askanischen Schule. Dort legte ich 1957 die Reifeprüfung ab.

Seit 1954 hat Herr Prof. Denckmann (PH Berlin) in Volkshochschulveranstaltungen, bei Führungen durch den Botanischen Garten und auf Exkursionen der PH mein Hauptinteresse auf die morphologische Botanik gelenkt.

Im Sommersemester 1957 begann ich mein Studium an der FU Berlin mit den Fächern Botanik, Zoologie, Germanistik und Romanistik. Da sich dieser Rahmen bei meinem wachsenden botanischen Interesse als zu weit erwies, ließ ich die Germanistik nach dem ersten Semester fallen und wählte statt dessen Latein als drittes Fach, um im späteren Schuldienst besser einsatzfähig zu sein. Hierfür holte ich das Graecum nach und belegte bis zum Ende des 6. Semesters alle für das Studium erforderlichen Übungen und Vorlesungen, vor allem bei den Herren Professoren Rohde (Berlin) und Becker (Marburg).

Um mir in Floristik und Vegetationskunde eine breite Grundlage zu erwerben, nahm ich an zahlreichen Exkursionen teil und wechselte des öfteren die Universität.

Meine akademischen Lehrer in Botanik waren in Berlin 1957 bis 1959 und seit 1962 die Herren Professoren Eckardt, Drawert, Hamann, Poelt, Wagenitz und Werdermann (Systematik und Morphologie); in Marburg 1958 die Herren Professoren Pirson und v. Stosch (nur in Morphologie und Floristik), Frl. Dr. Henssen (Lichenologie) sowie die Herren Dr. Kellner und Dr. Ludwig (Floristik); in Innsbruck 1960 die Herren Professoren Gams (Systematik und Vegetationskunde), Larcher — seinerzeit Assistent — und Pisek (Physiologie) sowie Herr Dr. Tranquillini (Ökologie); schließlich in Montpellier 1960/61 die Herren Dr. Braun-Blanquet und Prof. Emberger (Vegetationskunde, ich erwarb das Certificat d'Études Supérieures d'Écologie). Zoologie hörte ich bei den Herren Professoren Günther, Herter, Peus, Ulrich und Urich (Berlin), Seidel, Kessel und Wahl (Marburg). Romanistik studierte ich fast ausschließlich in Berlin bei den Herren Professoren Loos, Müller, Neubert, Reichenkron und Rohr.

Im Juni 1965 legte ich die erste Staatsprüfung in den Fächern Biologie und Französisch ab und begann unter Anleitung von Herrn Prof. Eckardt die Arbeit an der vorliegenden Dissertation. Außerdem nahm ich, wie schon im 2. und 6. Semester, an geologischen und paläontologischen Vorlesungen und Übungen teil, und zwar bei den Herren Prof. Richter, Dr. Hahn und Dr. Straus.

Als studentische Hilfskraft arbeitete ich mehrfach in der Flechtensammlung des Botanischen Museums. Im Juli 1963 nahm ich eine Hilfsassistentenstelle am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie an und heiratete die Studentin der Botanik Ute Doblies, deren Dissertation über Sparganium eine wichtige Grundlage für meine Untersuchungen bildet. Im August 1965 wurde ich mit der Wahrnehmung der Dienstgeschäfte eines wissenschaftlichen Assistenten beauftragt.